
The Mexican Naturalist

Revista oficial del Curso de Campo

Ecología y Conservación del Bosque Tropical Húmedo



*Estación El Arca de Noé,
Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas
18 al 31 marzo de 2011*

Volumen 2

Coordinadores

Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Dr. Guillermo Ibarra-Manríquez. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Dra. Kathryn E. Stoner. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Profesor invitado

M. C. Arturo González-Zamora. Instituto de Ecología A.C., Xalapa

Técnico académico

M. C. Juan Manuel Lobato García. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

Estudiantes:

Rafael Bribiesca Formisano - huitziatl@hotmail.com

Chiara Elena Castiglioni - chiaraecasti@gmail.com

Itzue Wendolin Caviedes Solis - euzti@yahoo.com.mx

Juan Guillermo Escamilla Zerón - memo-1332@hotmail.com

Adriana Garmendia Corona - adriana.garmendia@gmail.com

Manuel Alejandro Hernández Ruedas - alex_sabrewulf@hotmail.com

Gabriel López Segoviano - glsegoviano@hotmail.com

Graciela Ivonne Mar Álvarez - gmara@iingen.unam.mx

Gabriela Morales Luque - gabimorluq@gmail.com

David Muñoz Zetina - davidmunoz@primatesmx.com

Armando Navarrete Segueda - anavarretesegueda@yahoo.com.mx

Miriam San José y Alcalde - sanjosemiriam@gmail.com

Elisa Del Rosario Talancon Sánchez - elisa.talancon@yahoo.com.mx

Alin Nadyely Torres Díaz - alintd.biol@gmail.com

Jaime Alejandro Torres Montufar - montuf@hotmail.com

Valeria Stephanie Towns Alonso - valeriatowns@gmail.com

Jorge Enrique Vega Marrot - jorge.vega.marrot@gmail.com

Trabajos grupales

Nectarios extraflorales y tamaño del domacio: dos características que determinan la anidación de *Pseudomyrmex ferruginosa* en *Acacia mayana*. Castiglioni CE, Morales-Luque G, Muñoz D 1

Efecto de la disponibilidad del recurso (néctar) de *Heliconia collinsiana* sobre la estrategia de forrajeo en la comunidad de colibríes. Bribiesca R, López-Segoviano G, Mar-Álvarez GI 5

La composición y estructura de palmas (Arecaceae) dependen de las condiciones biofísicas en la selva Lacandona, México. Navarrete-Segueda A, Talancón-Sánchez ER, Torres-Díaz AN, Vega-Marrot JE 9

Efecto de la producción de látex y el tipo de hábitat sobre el daño foliar por insectos en cuatro especies de árboles del bosque tropical perennifolio. Caviedes-Solis I, Escamilla JG, Torres-Montúfar JA, Towns V 15

Diversidad de orquídeas epífitas en relación con las características del forofito dentro de la selva Lacandona, Chiapas. Garmendia A, Hernández-Ruedas A, San-José M 19

Nectarios extraflorales y tamaño del domacio: dos características que determinan la anidación de *Pseudomyrmex ferruginosa* en *Acacia mayana*

Chiara E. Castiglioni^{1*}, Gabriela Morales-Luque² y David Muñoz-Zetina¹

¹ Instituto de Biología, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Copilco, Coyoacán. A.P. 70-233 México, Distrito Federal. C.P. 04510

² Instituto de Geografía, Circuito de la investigación científica s/n, Ciudad Universitaria. 04510, DF., México.

*Autor para la correspondencia: chiaraecasti@gmail.com

Resumen: Las relaciones mutualistas entre plantas y hormigas o mirmecofilia son casos exitosos de mutualismo abundantes en los bosques tropicales. El sistema *Acacia mayana-Pseudomyrmex ferruginosa* es representado un ejemplo clásico. Sin embargo, poco se conoce sobre la función que tienen los domacios en la preferencia de anidación; éstos últimos son modificaciones de las plantas que funcionan como refugio para sus colonizadoras. Dada la importancia de la anidación en la población de hormigas, la forma y el tamaño de los domacios podrían estar determinando las preferencias para la deposición de huevos. El objetivo de la investigación fue determinar si existe un patrón de anidación en los domacios de acuerdo a sus características, conforme a lo descrito en el sistema *Acacia* spp.-*Pseudomyrmex* spp. El sitio de estudio fue la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), que se encuentra al sureste de México, en el estado de Chiapas. Se muestrearon individuos de *A. mayana* y se midió el tamaño de los domacios de cada individuo y las distancias de estos a los cuerpos de Belt y a los nectarios extraflorales. Ambos son estructuras nutritivas que funcionan como alimento para larvas y hormigas adultas, respectivamente. En promedio, el 50% de los domacios fueron ocupados como sitios de anidación, y los de mayor tamaño fueron los que contenían significativamente más larvas. No encontramos correlaciones entre los sitios de anidación y la distancia a los cuerpos de Belt, posiblemente porque éstos vuelven a crecer en hojas nuevas una vez consumidos. Sin embargo, encontramos una relación significativa entre la distancia a los nectarios extraflorales y la anidación en los domacios. Este patrón podría explicarse por el hecho de que los nectarios extraflorales son una fuente renovable de azúcar tanto para las hormigas nodrizas como para las larvas. El sistema *Acacia mayana-Pseudomyrmex ferruginosa* comprueba ser una interacción biótica en la cual las hormigas utilizan las espinas estipulares como sitios para poner huevos siguiendo un patrón de ocupación de los domacios basado en el tamaño de éstos y en su cercanía a las fuentes de azúcar.

Palabras claves: Chajul, cuerpo de Belt, Fabaceae, mirmecofita, mutualismo, nectario extrafloral, reserva de Montes Azules.

INTRODUCCIÓN

Las relaciones mutualistas están ampliamente extendidas en el mundo (Bronstein et al., 2006). Dentro de estas relaciones se encuentran las interacciones planta-insecto, que han sido muy exitosas en términos evolutivos, y de las cuales la mirmecofilia es un ejemplo clásico. La mirmecofilia es una interacción biótica de tipo mutualista entre plantas y hormigas, existiendo numerosos ejemplos en los bosques tropicales de América, Asia y África (Ibarra-Manríquez & Dirzo 1990, Vázquez et al. 2009). Entre las mirmecófilas presentes en los bosques húmedos neotropicales se encuentran distintos árboles y arbustos que alojan hormigas en estructuras especializadas durante la mayor parte de sus vidas (Webber et al. 2007, Kattan et al. 2008), como es el caso de algunas especies de *Acacia* spp. (Rosumek et al. 2009).

El sistema *Acacia* spp.-*Pseudomyrmex* spp. constituye un ejemplo clásico y bien documentado de mirmecofilia (Janzen 1966, Palmer et al. 2000, Del Val & Dirzo 2004) en el que el arbusto proporciona alimento y protección a las hormigas asociadas a cambio de nutrientes esenciales (e.g., nitrógeno; Janzen 1966, Treseder et al. 1995), y defensa contra la herbivoría y plantas invasoras (Janzen 1966, McKey 1984, Benson 1985, Vasconcelos 1991, Davidson & McKey 1993, Federle et al. 1998).

Las espinas estipulares o “mirmecodomacios” que caracterizan a las especies del género *Acacia* son utilizados como sitios de anidación y refugio para la colonia de hormigas (Kattan et al. 2008). La localización y morfología de los domacios es variable: ellos se localizan en el tallo principal y en las ramas a diferentes distancias desde la base, y pueden presentarse de color café, rojo oscuro, amarillo o verde

conforme van madurando (CEC, GML, DMZ, obs. pers). La evolución de la ocupación de domacios como nidos implica que la colonia de hormigas habita las espinas nuevas moviéndose gradualmente hacia el dosel de la planta, lo que vuelve más eficaz alimentarse de los nutrientes que allí se encuentran (Janzen 1966). La reina se mueve con la colonia y puede cambiar la espina en que vive hasta tres veces en un año, habitando el domacio nuevo más grande y cercano a las fuentes de néctar (Janzen 1966).

Las acacias proporcionan dos fuentes de alimento para su socio mutualista: 1) nectarios extraflorales (NEF) secretores de carbohidratos entre los folíolos de las hojas maduras; y 2) cuerpos de Belt (CB), glándulas no renovables ricas en proteínas y lípidos localizadas en los ápices de las hojuelas (Raine et al. 2004). Éstos constituyen el principal nutrimento para las especies del género *Pseudomyrmex* y son utilizados en particular por las nodrizas para alimentar a las larvas (Janzen 1966, Petralia & Vinson 1979, Raine et al. 2004). Existen estudios con otras especies de *Acacia* (i.e., *A. cornigera*) en donde se comprueba el valor nutritivo de los cuerpos de Belt y su potencial influencia en la ocupación de domacios por las hormigas (Fonseca 1993, Raine et al. 2004). Se especula que en el sistema *Acacia*-hormiga puede existir una reducción en el costo energético del transporte de alimento debido a la cercanía de los CB y de los NEF a los domacios utilizados como nidos (Janzen 1966, Rickson 1969). Sin embargo, los estudios que documentan los mecanismos de coexistencia entre *Acacia mayana* y *Pseudomyrmex ferruginosa* se han enfocado a la ocupación simultánea de esta planta por su mutualista y un oportunista (Raine et al. 2004, Heil et al. 2009) o a la

protección que *P. ferruginosa* proporciona contra de infecciones microbianas (González-Teuber & Heil 2010). Si bien la utilización de los domacios como sitios de anidación representa uno de los principales beneficios para la hormiga en la relación mirmecófila, este uso no ha sido investigado en *A. mayana*, considerada la mirmecófita neotropical más rara (Janzen 1966).

En este trabajo se investigó la utilización de los domacios como sitios de anidación por parte de *P. ferruginosa* en individuos de *A. mayana*, evaluando el patrón de ocupación descrito para el sistema *Acacia* spp.- *Pseudomyrmex* spp. (Janzen 1966). Comparamos las características morfológicas de los domacios que presentan larvas con aquellos que no presentan larvas, así como su ubicación en la planta con respecto a los cuerpos secretores (CB y NEF). Dado que los cuerpos secretores de *A. mayana* constituyen la principal fuente de carbohidratos, proteínas y lípidos para *P. ferruginosa*, hipotizamos que anidar cerca de ellos puede constituir una estrategia para reducir el costo energético del forrajeo de las hormigas (NEF) y del transporte de CB y néctar hacia las larvas (Janzen 1966, 1974). Se espera, por tanto, que los domacios utilizados como nidos se localicen más cerca a los CB y a los NEF que aquellos no utilizados para este fin. Además, dado que los domacios de mayor tamaño pueden brindar espacios más amplios para la puesta de huevos y el desarrollo de las larvas, se espera que los domacios utilizados como nidos sean más grandes que los domacios no utilizados para este fin. Con esta información se pretende contribuir a la comprensión de la mirmecofilia, proceso ecológico importante para el mantenimiento de la biodiversidad en los bosques tropicales húmedos de México.

MÉTODOS

Sitio de Estudio

El presente estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA) que se encuentra en las coordenadas 16°45' N y 91°00' W en Chiapas, México. La zona de estudio tiene una elevación de 110 msnm, y las temperaturas medias mensuales oscilan entre 22 °C y 26 °C. La precipitación media anual es de 3000 mm, por lo que se considera que posee un clima cálido húmedo (Martínez-Ramos 2006). La vegetación predominante es selva alta perennifolia, que en su mayoría se constituye por un dosel cerrado, aunque se presentan claros dispersos dentro de la REBIMA.

Especie de Estudio

El género *Acacia* es el segundo más grande de la familia Fabaceae, con cerca de 1,200 especies con distribución pantropical (Rico-Arce 1994). Sin embargo, *A. mayana* es de las especies menos abundantes del Neotrópico (Janzen 1966). Es una planta de tamaño y ramificación variables, con espinas de forma de prisma que varían en color según la edad (Rico-Arce 2011).

Diseño Experimental

El estudio se realizó del 21 al 27 Marzo 2011, durante la temporada de secas. Se recorrió una distancia de 4.2 km dentro de la REBIMA para localizar individuos de *A. mayana*. Se localizaron 15 individuos de *A. mayana* de los cuales cuatro no

presentaron larvas en ninguno de los domacios, por lo que estos individuos fueron excluidos de los análisis que se describen abajo. La altura promedio de los 11 individuos con domacios con larvas fue de 133.9 cm (rango 80 a 190 cm).

En cada individuo se determinó el ancho y la longitud de todos los domacios, así como la distancia de cada domacio al CB y al NEF más cercanos. Para evaluar si los domacios presentaban larvas se realizó una pequeña incisión vertical en la parte basal del mismo con una navaja, tratando de evitar que la incisión afectara la estructura y función del domacio. El contenido de cada domacio se clasificó en nido (con presencia de larvas) y no nido (sin presencia de larvas).

Análisis de Datos

Para evitar problemas de multicolinealidad entre variables independientes, primero probamos si existía una relación significativa entre variables independientes (ancho y longitud de los domacios, y distancias a los CB y a los NEF) con pruebas de correlación lineal de Pearson considerando todos los domacios muestreados. El largo y ancho de los domacios estuvieron significativamente correlacionados ($r = 0.47$, $p < 0.05$), por lo que sólo se consideró el ancho de los domacios para los análisis que se describen a continuación. Consideramos que el ancho del domacio es un indicador más representativo del tamaño del mismo debido a que en la parte más ancha es donde se depositan las larvas (CEC, GML, DMZ obs. pers.). La distancia del domacio al NEF más cercano estuvo correlacionada negativamente con el ancho del domacio ($r = -0.14$, $p < 0.05$) y su longitud ($r = -0.17$, $p < 0.05$); sin embargo, debido a que la correlación es muy pequeña, no se excluyó de los análisis que se describen abajo.

Para identificar los factores (i.e., ancho del domacio, y distancias de los domacios a los CB y a los NEF) que tienen un mayor efecto sobre la probabilidad de ocupación de domacios como sitios de anidación, utilizamos un análisis de regresión logística múltiple con un modelo lineal generalizado (GLZ-LOGIT). La variable dependiente fue la presencia o ausencia de larvas en los domacios. Dado que los domacios dentro de una misma planta representan pseudoréplicas de una misma planta, promediamos las características de los domacios ocupados y no ocupados de cada planta, y usamos la planta como réplica.

RESULTADOS

Se examinaron un total de 318 domacios, de los cuales 159 (50%) fueron utilizados como sitios de anidación y 159 (50%) no utilizados para este fin. Cada planta presentó en promedio (\pm DE) 28.9 ± 22.3 domacios, de los cuales el 51.5% (± 19.1) fueron utilizados como sitios de anidación, y el 48.5% (± 19.1) no fueron ocupados para este fin. La longitud de los domacios varió de 5 a 13 cm (6.26 ± 1.63 cm), mientras que el ancho varió de 2 a 11 cm (6.47 ± 1.30 cm). La distancia de los domacios al NEF más cercano varió de 8 a 55 cm (7.43 ± 9.00 cm), mientras que la distancia a los CB varió de 1 a 147 cm (51.92 ± 34.86 cm).

La distancia de los domacios al NEF más cercano ($\chi^2 = 50.0$, gl. = 1, $p < 0.0001$) y el ancho de los domacios ($\chi^2 = 61.9$, gl. = 1; $P < 0.0001$) afectaron significativamente la probabilidad de presencia de larvas en los domacios, con un efecto negativo en el primer caso, y positivo en el segundo caso. Esto indica que los domacios utilizados como sitios de anidación se

encuentran más cercanos a los NEF (5.26 ± 2.63 cm) que aquellos no utilizados como nidos (11.01 ± 9.64 cm). Asimismo, la anchura de los domacios con larvas (6.57 ± 0.78 cm) resultó significativamente superior a la de los domacios no utilizados por ese fin (5.98 ± 0.66 cm). Sin embargo, la utilización de los domacios como nidos no dependió de la distancia de los domacios al CB más cercano ($\chi^2 = 0.95$, gl. = 1; $p = 0.33$).

DISCUSIÓN

Consistente con nuestras predicciones, los domacios ocupados para anidación fueron los de mayor tamaño y más cercanos a los cuerpos secretores de néctar. Los domacios más grandes pueden albergar un mayor número de larvas y hormigas nodrizas. Además, al aumentar el tamaño del nido, se reduce el contraste de los cambios climáticos dentro del nido. Por otro lado, reduciendo la distancia entre los domacios con larvas y las NEF, se facilita la actividad de las nodrizas reduciendo la distancia hacia la fuente de alimento (i.e., el néctar). Al reducir esta distancia se reduce el gasto energético de las nodrizas, y se reduce también el riesgo de depredación. Esto concuerda con lo reportado para el sistema *Acacia-Pseudomyrmex* en el que la reina ocupa los domacios más grandes y cercanos a las fuentes de azúcar (Janzen 1966).

La cercanía de un nido a los nectarios puede beneficiar tanto a las nodrizas como a las larvas. Si bien las larvas de esta especie presentan adaptaciones fisiológicas en su tórax para poder digerir las proteínas y lípidos que contienen los CB (Rickson 1969, Petralia & Vinson 1979), éstos no representan la única fuente de alimento para ellas que también se nutren de néctar (Janzen 1966). En cambio, la cercanía de un domacio a un CB podría no influir en la utilización de aquel como nido para *P. ferruginosa*. Los CB no representan un recurso renovable y una vez aprovechados no vuelven a crecer en la misma hoja (Raine et al. 2004). En su lugar, las hormigas pueden realizar recorridos más largos hacia otras hojas una vez que las más cercanas quedan sin CB, u ocupar el dosel de la planta para aprovechar de los CB en las hojas nuevas (Janzen 1966, Raine et al. 2004). Por lo tanto, el que la distancia al CB no afecte significativamente el patrón de anidación podría estar relacionado con la distribución y el crecimiento de estos cuerpos en la planta, más que con las preferencias alimenticias (azúcar producido por los NEF vs. proteínas y lípidos secretados por los CB) o requerimientos energéticos de individuos de diferentes edades.

Con base en los antecedentes reportados sobre sistemas mutualistas de *Acacia* y los hallazgos de esta investigación, concluimos que la anidación de *P. ferruginosa* en domacios de *A. mayana* depende del tamaño de los domacios y su localización con respecto a los NEF. No obstante, son necesarios más estudios sobre las preferencias alimenticias y hábitos de forrajeo de las larvas y las nodrizas, así como sobre las funciones propias de las nodrizas y obreras para que sea posible entender este aspecto de la mirmecofilia. Profundizar en otros factores además del tamaño de los domacios ayudaría a entender la preferencia de la anidación de las hormigas. Por ejemplo las variaciones de temperatura, la tasa de depredación y la ocupación de domacios conforme a la ontogenia de la planta. El conjunto de todos los factores explicarían de manera más completa el funcionamiento de ésta asociación mutualista.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece ampliamente al M. en C. Sebastián Zúñiga Lagunes, la Dra. Katherine Stoner, el Dr. Victor Arroyo Rodríguez y al Dr. Guillermo Ibarra-Manríquez, cuyos comentarios aportaron valiosa información para mejorar este trabajo. Asimismo, se agradece a la estación Arca de Noé y sus dueños: Ana González Di Piero y Rafael Lombera por facilitar la realización de este estudio en la reserva.

LITERATURA CITADA

- BENSON, W. W. 1985. Amazon ant-plants. En: G. T. Prance y T. E. Lovejoy (Eds.). Amazonia, pp. 239–266. Prensa de Pergamon, Oxford.
- BRONSTEIN, J. L., R. ALARCÓN, Y M. GEBER. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytol.* 172: 412–428.
- DAVISON, D. W., y D. MCKEY. 1993. The evolutionary ecology of antplant relationships. *J. of Hymen.* 2: 13–83.
- DEL VAL, E., y R. DIRZO. 2004. Mirmecofilia: las plantas con ejército propio. *Interciencia* 29: 673–679.
- FEDERLE, W., U. MASCHWITZ, y B. FIALA. 1998. The two partner system of *Camponotus* (Colobopsis) sp.1 and *Maracanga puncticulata* (Euphorbiaceae): natural history of the exceptional ant partner. *Insectes Sociaux.* 45: 1–16.
- GONZÁLEZ-TEUBER M., y M. HEIL. 2010. *Pseudomyrmex* ants and *Acacia* host plants join efforts to protect their mutualism from microbial threats. *Plant Sign. and Behav.* 5: 890–892.
- HEIL, M., M. GONZÁLEZ-TEUBER, L. W., CLEMENT, S., KAUTZ, M., VERNHAAGH, y J. C. SILVA BUENO. 2009. Divergent investment strategies of *Acacia* myrmecophytes and the coexistence of mutualists and exploiters. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106: 18091-18096
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., y R. DIRZO. 1990. Plantas mirmecófilas de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Rev. Biol Trop.* 38: 79–82.
- JANZEN, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evol.* 20: 249–275.
- JANZEN, D.H. 1974. Swollen-thorn Acacias of Central America. *Smithson. Contrib. Bot.* 13: 1–131.
- KATTAN, G. H., C. MURCIA, R. C. ALDANA, y S. USMA. 2008. Relaciones Entre hormigas y melastomataceas en un bosque lluvioso del pacífico colombiano. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle.* 9: 1–10.
- MADDEN, D. y T.P. YOUNG. 1992. Symbiotic ants as an alternative defense against giraffe herbivory in spinescent *Acacia drepanolobium*. *Oecologia.* 235-238
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en el región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación. En: Castillo, A. y K. Oyama. (eds). Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. Siglo XXI. México. Pp. 292-325.
- MCKEY, D. 1984. Interaction of the ant-plant *Leonardoxa Africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rain forest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81–99.
- PALMER, T. M., T. P. YOUNG, M. STANTON, y E. WENK. 2000. Short-term dynamics of na acacia ant community in Laikipia, Kenya. *Oecologia* 123:425–435.
- PETRALIA, R. S., y S. B. VINSON. 1979. Comparative anatomy of the ventral region of ant larvae, and its relation to feeding behaviour. *Pysche* (Camb. Mass). 86: 375–394.
- RAINE, N. E., N. GAMMANS, I. J. MACFADYEN, G. K. SCRIVNER, y N. G. STONE. 2004. Guards and thieves: antagonistic interactions between two ant species coexisting on the same ant-plant. *Ecol. Entomol.* 29: 345–352.
- RICKSON, F.R. 1969. Developmental aspects of the shoot apex leaf, and beltian bodies of *Acacia cornigera*. *Amer. J. Bot.* 56:1 95–200.
- RICO-ARCE, M.L. 1994. Nueva especie mirmecófila de *Acacia* (Leguminosae) de la península de Yucatán. *Act. Bot. Mex.* 26: 7-10.
- RICO-ARCE, M.L. 2011. Novedades sobre El pólen de *Acacia mayana*, especie poco conocida (Leguminosae: Mimosoideae: Acacieae). *Rev. Mex. Biodiv.* 82: 275-280
- ROSUMEK, F. B., F. A. O. SILVEIRA, F. S. NEVES, N. P. U. BARBOSA, L. DINIZ, O. F., PEZZINI, G. W. FERNANDES, y T. CORNELISSEN. 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants and plant biotic defenses. *Oecologia.* 160: 537–549.
- TRESEDER, K. K., D. W. DAVIDSON, y J. R. EHLERINGER. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature.* 275: 137–139.

- VASCONCELOS, H. L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic meslatome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* 87: 295–298.
- VÁZQUEZ, D. P., N. BLÜTHGEN, L. CAGNOLO, y N. P. CHACOFF. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Ann. Bot.* 103: 1445-1457.
- WEBBER, B. L., J. MOOG, A. S. O. CURTIS, y I. E. WOODROW. 2007. The diversity of ant–plant interactions in the rainforest understory tree, *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies, domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. *Biol J. Linn. Soc.* 154:353–371.

Efecto de la disponibilidad del recurso (néctar) de *Heliconia collinsiana* sobre la estrategia de forrajeo en la comunidad de colibríes

Rafael Bribiesca-Formisano^{1*}, Gabriel López-Segoviano¹, Ivonne Mar-Alvarez²

¹ Laboratorio de Ecología, UBIPRO, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala Tlalnepantla, Edo. México CP 54090 México.

² Laboratorio de investigación en Procesos Avanzados para el Tratamiento de Aguas, Instituto de Ingeniería, UNAM Blvd. Juriquilla 3001, Juriquilla, Querétaro, México.

*Autor para la correspondencia: huitziatl@hotmail.com

Resumen: El recurso alimenticio más importante para los colibríes es el néctar producido en el interior de las flores. Debido a esto, los colibríes se han adaptado a la temporalidad de la floración, congregándose extensamente en parches florales, provocando en algunos casos competencia por territorios con dichos recursos. Uno de estos recursos son las plantas del género *Heliconia*, que típicamente son polinizadas por colibríes y donde se ha encontrado que algunas flores han desarrollado características atractivas y morfológicas relacionadas con los colibríes, generando una importante relación mutualista con estas aves. Estas respuestas ecológicas ya han sido documentadas ampliamente, pero no han sido descritas en los límites septentrionales del bosque húmedo tropical (BHT), como lo es la región de la Lacandona. El presente trabajo estudió el efecto de la disponibilidad del recurso floral (*Heliconia collinsiana*) sobre el comportamiento de forrajeo de la comunidad de colibríes en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y en la comunidad de Chajul, Chiapas. Se puso a prueba la hipótesis que sugiere que a mayor riqueza de recurso existirá mayor territorialidad. Se registraron tres especies de colibríes *Anthracothorax prevostii* (Chupaflor gorginegro), *Phaeocroa cuvierii* (Chupaflor pechiescamado) y *Phaethornis superciliosus* (Ermitaño común) durante 17 observaciones focales en diferentes parches de *Heliconia collinsiana*, de los cuales se obtuvo el volumen de néctar, proporción de azúcares, número de flores visitadas y el tiempo de la visita. No se observó una tendencia positiva entre la calidad del parche floral (alto número de flores, concentración y volumen de néctar) de *Heliconia* y la territorialidad en la comunidad de colibríes. La especie *Anthracothorax prevostii* (no territorial o ruter) presentó el mayor tiempo de forrajeo así como la obtención del recurso.

Palabras claves: Chajul, colibris, territorialidad, mutualismo, néctar.

INTRODUCCIÓN

Los mutualismos entre plantas y animales, principalmente los de polinización y de dispersión de semillas, son muy frecuentes en la naturaleza, y son extremadamente importantes para la persistencia espacial y temporal de las especies involucradas (Feinsinger 1987). Los colibríes (AVES: Trochilidae) son considerados como las aves nectarívoras más especializadas de todo el continente americano (Wolf, Stiles & Hainsworth, 1976). Debido a que el recurso alimenticio más importante de estas aves es el néctar producido en el interior de las flores, estos polinizadores se han adaptado a la temporalidad de la floración y a la disponibilidad de néctar (Lara 2006), lo que provoca al mismo tiempo que tiendan a congregarse extensamente en las flores que pueden ser explotadas, compitiendo de una forma agresiva por el néctar y los artrópodos presentes en estas flores (Stiles y Wolf 1970, Wolf 1970, Colwell 1973). Esta conducta conocida como competencia por interferencia es energéticamente costosa y puede llegar a ser poco rentable para algunas especies de colibríes (Feinsinger 1979). Por esta razón, se han encontrado diversas estrategias de forrajeo que se ajustan a los requerimientos energéticos de las especies, tales como la territorialidad para defender parches de plantas en floración o el establecer rutas para la visita secuencial de flores (Feinsinger & Chaplin 1975, Gutiérrez-Z et al. 2004). Estas “decisiones estratégicas” están basadas en términos de calorías ofertadas, es decir, cantidad y calidad de néctar producido por las flores. Cotton (1998) encontró que existe una relación directa entre las especies de colibríes que visitan un parche floral y el tipo de recursos que ofrece, siendo visitados y defendidos por especies grandes y/o dominantes cuando este tiene el mayor número de flores abiertas y posteriormente

reemplazadas por especies pequeñas y/o subordinadas, cuando esta abundancia decrece. Esta fluctuación del recurso propicia que exista un balance entre especies dominantes y subordinadas, permitiendo un “reparto” del recurso dentro de un ambiente fluctuante y heterogéneo. Se ha sugerido que esta organización en los roles conductuales es la clave para el entendimiento de los patrones de coexistencia y reparto de recursos en comunidades tropicales ricas en especies (Wolf et al. 1976, Feinsinger & Cowell 1978, Des Granges 1979, Stiles 1985, Lara et al. 2009). Por esta razón, existen diversas respuestas a estas variaciones en el recurso, tales como cambios en su comportamiento de forrajeo (Wolf et al. 1976, Stiles 1985, Lara et al. 2009), movimientos poblacionales entre diferentes comunidades vegetales a nivel de paisaje siguiendo la floración de las plantas que visitan para obtener néctar (Cotton 1998, Rosero 2003). Estas respuestas ya han sido documentadas ampliamente en bosques templados pero no han sido descritas en los límites septentrionales del bosque húmedo tropical como lo es la región de la Lacandona (Medellín et al. 1992).

Estudios anteriores en zonas de bosques tropicales sugieren que las algunas flores del género *Heliconia* son típicamente polinizadas por colibríes. Estas plantas han desarrollado características atractivas (como colores llamativos) y morfologías relacionadas con los picos de estas aves, generando así una importante relación mutualista y un recurso importante para la comunidad de colibríes (Stiles 1975, 1985). En la región de Chajul, un bosque húmedo tropical en el sur de México, se han reportado ocho especies del género *Heliconia* (Santos et al. 2009), entre las cuales está la especie *H. collinsiana* cuyas flores producen néctar que puede ser usado

como recurso alimenticio por los colibríes. Con lo anterior se puede esperar que a mayor riqueza de recurso floral (néctar) existirá mayor territorialidad en los colibríes. El presente trabajo tiene como objetivo estudiar el efecto de la abundancia floral de *H. collinsiana* y las interacciones en la comunidad de colibríes presentes en un bosque tropical húmedo dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), ubicada en el extremo oriental del estado de Chiapas.

MÉTODOS

Sitio de Estudio

El estudio se realizó en la (RBMA), Chiapas (16°08' N, 90°55' W) y en la comunidad de Chajul, Chiapas (16°07' n, 90°55' w). En RBMA predomina el clima cálido-húmedo y se caracteriza por presentar una temperatura media anual superior a los 22°C y una temperatura del mes más frío de más de 18°C. La precipitación media anual es superior a los 2,500 mm, y en el mes más seco la precipitación es de más de 20 mm y la lluvia invernal representa el 3.4% de la anual (García 1988). La selva alta perennifolia fisonómicamente es una comunidad vegetal muy densa dominada por árboles siempre verdes de más de 30 metros de altura, con abundantes bejucos y plantas epifitas.

Especie de Estudio

Heliconiaceae es una familia de plantas representadas por un único género tropical, *Heliconia*. Estas hierbas perennes con rizomas, brácteas inundadas de colores llamativos y con flores tubulares, generan diversas interacciones bióticas con un gran número de organismos en los bosques tropicales (Santos et al., 2009).

Observaciones Focales en Parches Florales

Se realizó una búsqueda visual en el área de estudio con el fin de ubicar los parches con flores de *H. collinsiana*. Una vez establecidos, se delimitaron y dividieron cada uno de ellos entre los tres integrantes del equipo, con el fin de dividir el esfuerzo de muestreo y de evitar registros duplicados, es decir, que el mismo individuo estuviera forrajeando en dos o más parches. Para esto, se buscó que los parches estuvieran comunicados visualmente para los colibríes. Posteriormente se llevó a cabo una observación directa a cada parche floral correspondiente a cada integrante, por 60 minutos, en la cual se registro la especie de colibrí que visito el parche, el número de flores, el tiempo que empleaba para forrajearlas, los encuentros agonísticos y si existía alguna conducta territorial, acotada en los siguientes términos: 1) Percha recurrente en el parche floral; 2) Vocalización durante la percha; 3) Expulsión de otros comensales intrusos.

Producción y Concentración de Néctar

Al final de cada observación se contó en número total de flores y se extrajo néctar para evaluar la concentración y cantidad de néctar producido. Se utilizó el método de cosecha en pie, el cual consistió en la extracción azarosa del néctar de 6 a 8 flores mediante tubos capilares con capacidad de 5 µl. El capilar fue introducido hasta el nectario de la flor y posteriormente se midió el volumen extraído. La concentración de azúcar fue

medida en grados Brix mediante un refractómetro portátil, (marca ATAGO, modelo N-1EBX, con un rango de 0 a 32 grados Brix). Utilizando los datos de cantidad y calidad de néctar se calcularon las calorías producidas por flor, las calorías fueron calculadas gracias a la multiplicación de volumen de néctar (µl) por la concentración de azúcar (mol) por 1.34 (Wolf et al. 1975).

Análisis de Datos

Los datos fueron categorizados en parches visitados y no visitados para su análisis. Fue usando el método de modelos lineales generalizados en el programa estadístico JMP, donde la variable de respuesta fue la presencia de colibríes territoriales en los parches contra la disponibilidad y la cantidad (cantidad de flores) y calidad de néctar (volumen y concentración).

RESULTADOS

Monitoreamos un total de 17 parches de *H. collinsiana*. Encontramos tres especies de colibríes forrajeando en los parches: *Anthracothorax prevostii*, *Phaeocroa cuvierii* y *Phaethornis supersiliosus*. Observamos enfrentamientos en algunos de los parches quedando como especie territorial *Phaeocroa cuvierii*, mientras que las restantes se establecieron como ruteras ya que no ganaron ningún enfrentamiento (Tabla 1).

Tabla 1. Enfrentamientos de colibríes durante el forrajeo en parches de *Heliconia collinsiana*. Cada fila se refiere a un parche, y se indican las especies de colibríes que participaron en el enfrentamiento, el número de visitas al parche (NV), el número de flores visitadas (FV) y el tiempo de las visitas (T, seg.) para cada especie. Además, se indican las características de cada parche: número de flores abiertas, volumen de néctar, y la calidad del néctar (% sacarosa promedio).

<i>Phaeochroa cuvierii</i> ⁽¹⁾			VS	<i>Phaethornis supersiliosus</i>			Flores abiertas	Volumen de néctar (µl)	% sacarosa
NV	FV	T	NV	FV	T				
1	10	19	2	17	34	180	2.45	16.8	
0	0	0	0	0	0	80	0.85	23.5	
0	0	0	0	0	0	150	3.52	25	
<i>Anthracothorax prevostii</i> ⁽²⁾			VS	<i>Phaethornis supersiliosus</i> ⁽²⁾			Flores abiertas	Volumen de néctar (µl)	% sacarosa
NV	FV	T	NV	FV	T				
2	10	128	1	10	38	313	2.51	24.1	
Promedios del recurso disponible						207	3.06	22.5	

(1) Especie ganadora en el enfrentamiento; (2) Empate

La concentración promedio de azúcares disueltas en el néctar de las flores de *H. collinsiana* fue de 22.5% °Brix, y el volumen promedio de néctar fue de 3.06 µl. La cantidad de néctar producido (F = 3.34, p < 0.05, Fig. 1) difirió significativamente en los parches visitados y los no visitados. Sin embargo, la proporción de azúcares fue similar entre ambos tipos de parches (F= 0.88, p < 0.05, Fig. 2). El número

de flores abiertas fue significativamente menor en los parches visitados ($F= 4.93, p< 0.05$, Fig.3).

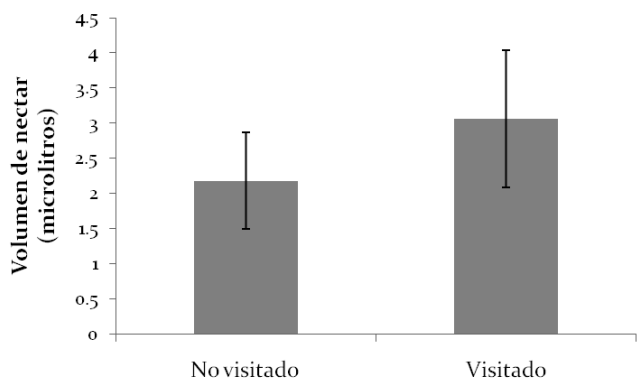


Figura 1. Volumen de néctar producido por las flores de *Heliconia collinsiana* en parches visitados y no visitados por colibríes.

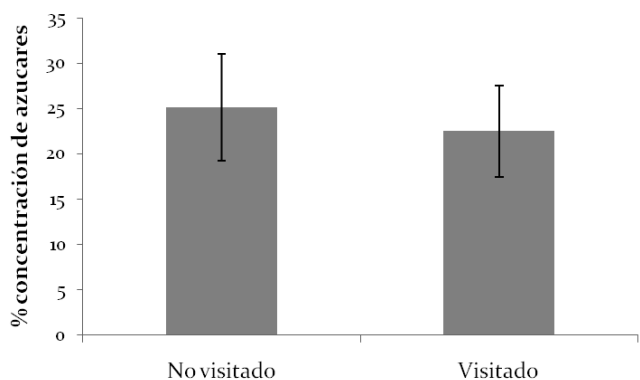


Figura 2. Concentración (°Brix) en porcentaje de azúcares en los parches de *Heliconia collinsiana* visitados y no visitados por colibríes.

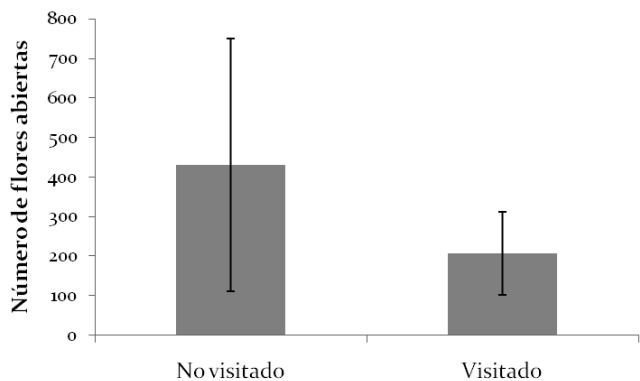


Figura 3. Comparación entre el número de flores abiertas en los parches de *Heliconia collinsiana* visitados y no visitados por colibríes.

El tiempo de visita de la comunidad de colibríes a los parches observados no estuvo correlacionado con la concentración de néctar (correlación de Spearman; $R_s=-0.325, p=0.202$), la cantidad volumen ($R_s=0.079, p=0.764$) o número de flores ($R_s=-0.123, p=0.638$). El número de flores visitadas no difirió entre especies ($F= 3.34, p> 0.05$, Fig.4) pero sí el tiempo que duraba cada visita ($F= 4.44, p< 0.05$, Fig.5) y el número de parches visitados ($p< 0.01$, Fig.6), siendo mayor en *Anthracothorax prevostii* para estos dos últimos parámetros.

DISCUSIÓN

A pesar de ser un buen recurso, no se observó una correlación significativa entre la calidad del parche de *H. collinsiana* (número de flores, concentración y volumen de néctar) y el tiempo de visita a los parches florales por la comunidad de colibríes. Se ha reportado que la concentración del néctar puede influir en el número y tipo de visitas que realizan los polinizadores, ya que estos pueden tener preferencia por un margen específico de concentraciones (Roubick & Buchman, 1984). La posible causa de este resultado no esperado es la presencia de otras flores dentro o cerca del parche. Por ejemplo, aunque *Schizolobium* sp. no presenta características idóneas para la alimentación de los colibríes (síndrome ornitófilo) está ampliamente distribuido en la selva y posee gran número de flores que pueden ser forrajeadas. Durante el estudio se pudo observar que varios animales se alimentaban de ellas, desde monos aulladores hasta colibríes.

La especie *A. prevostii* (no territorial o rutera) presentó el mayor tiempo de forrajeo. En general, estas especies siguen una ruta de alimentación constituida por diferentes agrupaciones de plantas aisladas o no defendidas (Feinsinger & Chaplin 1975) y cuando encuentra un lugar con abundantes flores tratar de visitar todas las flores que le es posible. Los rutereros maximizan ventajas del forraje mientras que reducen al mínimo pérdidas por los competidores (Temeles et al. 2006).

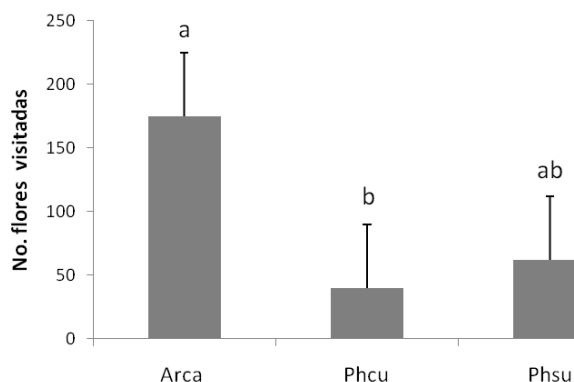


Figura 4. Número de flores visitadas por especie de colibrí. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre especies ($p< 0.05$): Arca: *Anthracothorax prevostii*, Phcu: *Phaeocroa cuvierii*; Phsu: *Phaethornis superciliosus*.

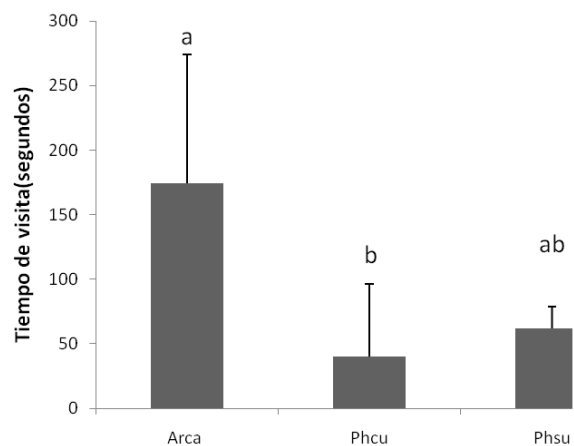


Figura 5. Tiempo de visita a los parches florales por especie de colibrí. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre especies ($p< 0.05$): Arca: *Anthracothorax prevostii*, Phcu: *Phaeocroa cuvierii*; Phsu: *Phaethornis superciliosus*.

P. cuvierii presento un comportamiento territorial. El número y tiempo de visitas realizada fue menor comparado con las demás especies debido a que las especies territoriales pasan la mayor parte de su tiempo defendiendo su recurso y tienen menos tiempo para alimentarse. Así garantiza que las flores defendidas poseerán gran cantidad y una buena concentración de néctar para su consumo posterior. El principal beneficio de emplear una estrategia territorial es el acceso prácticamente exclusivo al néctar, pero a su vez tiene costo relacionados con los comportamiento de defensa, incrementando el riesgo de sufrir accidentes o daños por los competidores, y de ser depredados (Carpenter 1987, Ornelas et al. 2002).

En suma no se observo una tendencia positiva entre la calidad del parche floral (alto número de flores, concentración y volumen de néctar) de *Heliconia* y la territorialidad en la comunidad de colibríes.

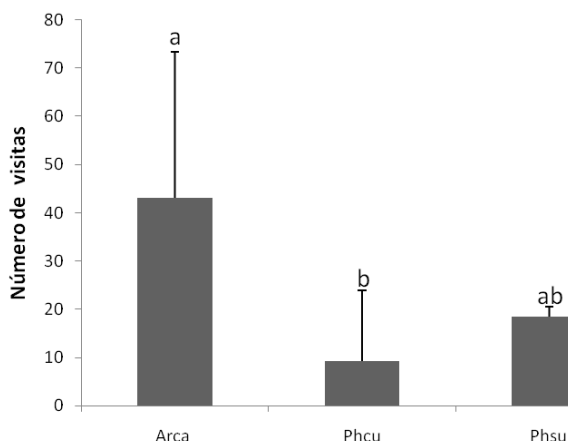


Figura 6. Número de visitas a los parches florales por especie de colibrí. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$): Arca: *Anthracothorax prevostii*, Phcu: *Phaeocroa cuvierii*; Phsu: *Phaethornis superciliosus*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo técnico de Rafael Lombera para la realización de este estudio así como al personal de las cabañas “El arca de Noé” por las facilidades que se nos brindaron durante nuestra estancia. A todos los integrantes del curso, coordinadores y al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

LITERATURA CITADA

BEATTIE, A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pac. Pan. Ent.* 1127-1129.

CARPENTER, FL, Paton DC, Hixon MA. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant rufus hummingbirds. *Proc Natl Acad Sci USA* 80:7259-7263.

COLWELL, R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. *Am. Nat.* 107:737-760.

COTTON, P. 1998. Temporal partitioning of a floral resource by territorial hummingbirds. *IBIS* 140: 647-653.

FAGRIE, K., VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford.

FEINSINGER, P., & S. B. CHAPLIN. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. *Am. Nat.* 109: 217-224.

LARA, C., ORNELAS J.F. 2001. Nectar “theft” by hummingbird flower mites and its consequences for seed set in *Moussonia deppiana*. *Func. Ecol.* 18: 223-232.

MDELLÍN, R. A., SÁNCHEZ-HERRERA, O., URBANO, G., VASQUEZ-SANCHEZ, M. A., & RAMOS, M. A. (1992). Ubicación zoogeográfica de la Selva Lacandona, Chiapas, México, a través de su Fauna de Quirópteros Reserva de la Biosfera de los Montes Azules. *Selva Lacandona: Investigación para su conservación* 1: 233-251.

ORTEGA-OLIVENCIA, A., RODRÍGUEZ, R. T., VALTUEÑA, F. J., LÓPEZ, J. & DEVESA, J. A. 2005. First confirmation of a native bird-pollinated plant in Europe. *Oikos* 110:578-590.

ROUBICK, D. N. & Buchman, S. L. 1984. Nectar selection by melipona and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by colonies in a tropical forest. *Oecologia* 61:1-10.

SANTOS, B.A. LOMBERA R., BENITEZ-MALVIDO, J. 2009. New records of *Heliconia* (Heliconiaceae) for the region of Chajul, Southern Mexico, and their potential use in biodiversity-friendly cropping systems. *Rev. Mex. Biodiv.* 80: 857-860

STILES, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rica *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.

TEMELES E. J., Shaw K. C., Kudla A.U., Sander, S.E., 2006. Trapping by purple-throated carib hummingbirds: behavioral responses to competition and nectar availability. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61:163-172.

WOLF, L.L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor* 72:1-14.

WOLF, L., Stiles, F. G., Hainsworth, F.R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.* 32: 349-379.

La composición y estructura de palmas (Arecaceae) dependen de las condiciones biofísicas en la selva Lacandona, México

Armando Navarrete-Segueda¹, Elisa del Rosario Talancón-Sánchez¹, Alin Nadyely Torres-Díaz^{2*} y Jorge Enrique Vega-Marrot¹

¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

*Autor para la correspondencia: alindt.biol@gmail.com

Resumen: Entender las causas que determinan la distribución y abundancia de las especies es un gran reto en ecología y biología de la conservación. En el caso de las plantas, existen diversos factores que influyen directa o indirectamente en su establecimiento, supervivencia y capacidad reproductiva. En selvas húmedas, factores abióticos como la luz y la humedad han sido ampliamente estudiados como determinantes en el establecimiento de las especies arbóreas; sin embargo, el impacto que tienen las propiedades biofísicas y del suelo sobre la vegetación han recibido poca atención. Este trabajo evaluó la relación entre la composición y estructura de la comunidad de palmas (Arecaceae) y las condiciones biofísicas en tres unidades geomorfológicas de la Selva Lacandona. Los resultados muestran que la variación en el establecimiento de la comunidad de Arecaceae son explicadas por las condiciones biofísicas evaluadas en un acumulado de 81%. Esto indica que las poblaciones de esta familia están estrechamente ligadas a la heterogeneidad local del área de estudio, es decir, dependen del microrelieve, la pendiente, la orientación y las propiedades edáficas. Este conocimiento es útil para favorecer el crecimiento de estos organismos, ya sea para su producción, restauración o su introducción para el enriquecimiento de un área.

Palabras claves: edafología, relaciones planta-suelo, selva tropical húmeda.

INTRODUCCIÓN

Las selvas húmedas albergan más de la mitad de las especies conocidas a nivel mundial (Toledo 1988, Peters et al. 1989); sin embargo, se conoce muy poco sobre los factores que determinan su composición, abundancia y distribución. La mayoría de los trabajos existentes estudian variables abióticas que determinan, a escalas regionales, la distribución de la vegetación, tales como la humedad ambiental o régimen de lluvias, la altitud a lo largo de gradientes, cambios de temperatura, el clima en general, etc. (Rzedowski 2006). A nivel local, se ha investigado principalmente sobre la humedad y la luz, su disponibilidad en diferentes estratos (González-Gutiérrez 2000) o el establecimiento de especies umbrófilas y heliófilas en diversos niveles de insolación (Román et al. 2007).

Son pocos los trabajos que tratan formalmente la relación de la vegetación con las condiciones biofísicas y características del suelo. Sin embargo, algunos autores han realizado observaciones al respecto. Por ejemplo, Rzedowski y McVaugh (1966) y Tejero et al. (2008) mencionan que en las costas del Pacífico mexicano, el palmar de *Orbignya guacuyule* se encuentra en manchones con suelos arenosos o conglomerados profundos y bien drenados, donde la vegetación dominante suele ser bosque tropical subcaducifolio o caducifolio. González -Gutiérrez (2000) sugiere que algunos patrones considerados como azarosos, en términos de distribución y abundancia, probablemente responden a características geomorfológicas y otras propiedades biofísicas, tales como el suelo, pendiente, ambiente lumínico, gradiente altitudinal, entre otros; donde la heterogeneidad micro-espacial del paisaje puede proveer de una gran cantidad de hábitats para que diversas especies se establezcan y desarrollen. Salinas-Melgoza (2002) reporta variación tanto en la riqueza de especies como en la talla de algunas comunidades vegetales en relación a los cambios en las formas del terreno y el suelo, a lo

largo de diversas unidades ambientales identificadas en Chajúl, Chiapas. Finalmente, Cortés-Castelán e Islebe (2005) describen la relación de la distribución de las especies arbóreas con factores microtopográficos y edáficos (principalmente textura, pH del suelo, intercambio catiónico y materia orgánica) en la reserva de la Biosfera de Sian Kaán, México.

El marco teórico anterior nos permite hipotetizar que las condiciones biofísicas son factores determinantes en la composición y estructura de algunos grupos de plantas. Por lo tanto, el objetivo central de esta investigación fue evaluar la relación entre la composición y estructura de la comunidad de palmas (Arecaceae) y las condiciones biofísicas en tres unidades geomorfológicas de la Selva Lacandona, México. En particular, esperamos que la comunidad de palmas esté asociada con las propiedades biofísicas de cada unidad geomorfológica.

MÉTODOS

Sitio de Estudio

La Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, está localizada en la provincia fisiográfica de las Tierras Altas de Chiapas y Guatemala, subprovincia de la Sierra de Chiapas, dentro de la cuenca del Río Lacantún, México. Predomina el clima cálido húmedo, con una temperatura media anual de 24 a 26 °C y una precipitación media anual de cerca de 3000 mm. En la temporada seca, de febrero a abril, cae menos de 60 mm de lluvia al mes. La mayor parte de la precipitación ocurre en verano y hay influencia de monzón (INE 2000). La superficie está cubierta por selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia y vegetación sabanoide (Siebe et al. 1995, Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

La zona de Chajúl (16° 06', 19°N, 90°58'18"O, 154 a 233 m s.n.m.) presenta una notable variación en su topografía y atributos del suelo. Este heterogéneo paisaje es resultado de procesos geológicos e hidrológicos muy dinámicos, que han dado lugar al menos a cuatro grandes unidades ambientales: (1) planicies de inundación: sitios planos cercanos al margen de los ríos, donde se encuentran antiguos meandros que sufren inundaciones periódicas; (2) terrazas aluviales: sitios planos con sedimentos de origen fluvial, ubicados en los márgenes de los ríos; (3) lomeríos bajos: sitios de topografía ondular, con pequeñas elevaciones no mayores a 200 msnm, constituidos por rocas sedimentarias de lutitas y areniscas; y (4) sierra cárstica: sitios altos (más de 300 a 800 m de altitud) donde predomina la roca calcárea en proceso de disolución (carstificación) (Siebe et al. 1995, Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Las características de los suelos en la región están determinadas por el tipo de materiales geológicos, las condiciones climáticas, las particularidades del relieve y las condiciones de las comunidades vegetales que ahí se encuentran (INE 2000). Las planicies presentan suelos de tipo Planisol eútrico; en la terraza aluvial Luvisol haplico; en el lomerío bajo se presentan suelos de tipo Acrisol húmico; y en la sierra cárstica se presenta un tipo de suelo Leptosol réndzico (Siebe et al. 1995, Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

La terraza aluvial y la planicie de inundación están cubiertas por selva alta perennifolia, con especies que alcanzan más de 40 m de altura, tales como *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), *Bravaisia intergerrima* (Acanthaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Dialium guianense* (Fabaceae), *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *Quararibea funebris* (Bombacaceae), *Pachira aquatica* (Bombacaceae) y *Spondia radlkoferi* (Anacardiaceae). La selva mediana subperennifolia se presenta principalmente en el lomerío bajo. Aquí los árboles del dosel alcanzan entre 25 y 30 m de altura y destacan *Brosimum alicastrum*, *B. costaricanum* (Moraceae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Dialium guianense* (Fabaceae). La sierra cárstica está cubierta por selva mediana perennifolia, con alturas de 20 a 30 m, donde dominan *Manilkara sapota* (Sapotaceae), *Wimmeria bartletti* (Celastraceae) y *Chrysophylla argentea* (Arecaceae). La vegetación sabanoide, con árboles de 15 m de altura como máximo, comparte especies con la selva mediana subperennifolia. Cubre extensas áreas de los lomeríos bajos, principalmente sobre suelo originado de lutitas (González-Gutiérrez 2000, Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Salinas-Melgoza 2002).

Muestro de Vegetación y Suelo

Las unidades de muestreo se establecieron a lo largo de un perfil de cerca de 1 km lineal. Se establecieron nueve sitios, que en conjunto cubrieron las tres unidades geomorfológicas descritas por Siebe et al. (1995): terraza aluvial, lomeríos, y sierra cárstica. En cada punto se identificaron aspectos de relieve como: tipo de erosión; características morfométricas del relieve (geometría de la porción de ladera); así como altitud y pendiente. También se realizó la evaluación ecológica de un perfil de suelo en campo, con base en Siebe et al. (1995), y su comprobación por barrenaciones en un radio de 25 m. Para caracterizar la comunidad de palmas, en cada unidad de muestreo se censaron todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 1 cm, delimitados por dos transectos de 200 m² (50 x 4 m), dispuestos en forma de cruz,

en cuyo punto de intersección se encontraba el perfil de suelo y uno de sus ejes corría en dirección al gradiente altitudinal.

Análisis de Datos

Para evaluar la existencia de diferentes comunidades de palmas y su grado de similitud, se realizó una clasificación de las unidades de muestreo con base en la presencia/ausencia de las especies utilizando el programa PCord IV; donde la matriz de distancia entre las unidades se calculó con la distancia euclidiana y el agrupamiento mediante el método de Ward. La descripción de las comunidades de palmas resultantes en la clasificación se basó en el índice de dominancia (ID) de las especies, el cual se obtuvo mediante la siguiente fórmula: ID = DAP relativo + Abundancia relativa. Finalmente, se evaluó la relación entre la composición de especies de palmas y los parámetros de suelo mediante un análisis de correspondencia canónica (CANOCO) con la ayuda del programa MultiVariate Statistical Package (MVSP), versión 3.0. Este análisis realiza una ordenación directa y representa un caso especial de regresión multivariable, en el cual, el uso de un gradiente directo, tiene la ventaja que la composición de las especies es inmediatamente relacionada a las variables ambientales. Este método es robusto contra violaciones de los supuestos. El efecto de arco, típico en esta familia de análisis, aparece solamente si hay un arco verdadero en los datos. Tiene la capacidad de excluir covariables y poner a prueba estadística los valores obtenidos (Palmer 1993).

RESULTADOS

Descripción de la Vegetación

Se registraron seis especies de palmas en la zona de estudio: *Bactris mexicana* Mart., *Chamaedorea oblongata* Mart., *C. pinnatifrons* (Jacq.) Oerst., *C. tepejilote* Liebm. ex Mart., *Cryosophila stauracantha* (Heynh.) R. Evans, y *Geonoma interrupta* (Ruiz & Pav.) Mart. La especie más abundante fue *C. tepejilote* (86 ind/ha) y, con una densidad mucho menor, *G. interrupta* y *B. mexicana* (18 y 17 ind/ha, respectivamente).

Considerando la presencia y ausencia de especies, las unidades de muestreo se agruparon en tres asociaciones correspondientes a las tres unidades geomorfológicas estudiadas (Fig. 1). La comunidad de la sierra cárstica fue la más rica, ya que presentó todas las especies (seis) del área de estudio, con una densidad media (\pm DE) de 7.13 ± 5.6 ind/100 m². En contraste, la comunidad de lomeríos fue la más pobre en especies (4) y la menos densa (1.4 ± 0.9 ind/100 m²). Finalmente, la terraza aluvial presentó cinco especies y la más elevada densidad de palmas (9.6 ± 1 ind/100 m²).

En cuanto a la estructura de las comunidades (Fig. 2), en la sierra cárstica la especie con mayor dominancia fue *C. tepejilote* (ID = 83.6), seguida de *Bactris mexicana* (ID = 45.5), *C. stauracantha* (ID = 34.3) y *G. interrupta* (ID = 25.7); *C. interrupta* y *C. oblongata* fueron muy escasas y presentaron un diámetro a la altura del pecho pequeño. En la comunidad de lomeríos la especie más representativa fue *B. mexicana* (ID = 145.9) con un valor de dominancia muy elevado en comparación a las otras tres especies acompañantes. En la comunidad de terrazas aluviales, *C. tepejilote* fue la especie más importante, ya que presentó un índice de dominancia muy elevado (ID = 136.1), como acompañantes se encontraron a *B. mexicana* (ID = 28.4), *G. interrupta* (ID = 27.7), *C. pinnatifrons* (ID = 5.6) y *C. stauracantha* (ID = 2.2).

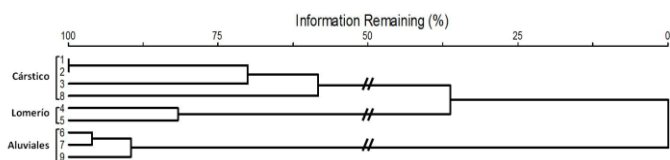


Figura 1. Clasificación de las unidades de muestreo en diferentes comunidades correspondientes a las tres unidades geomorfológicas.

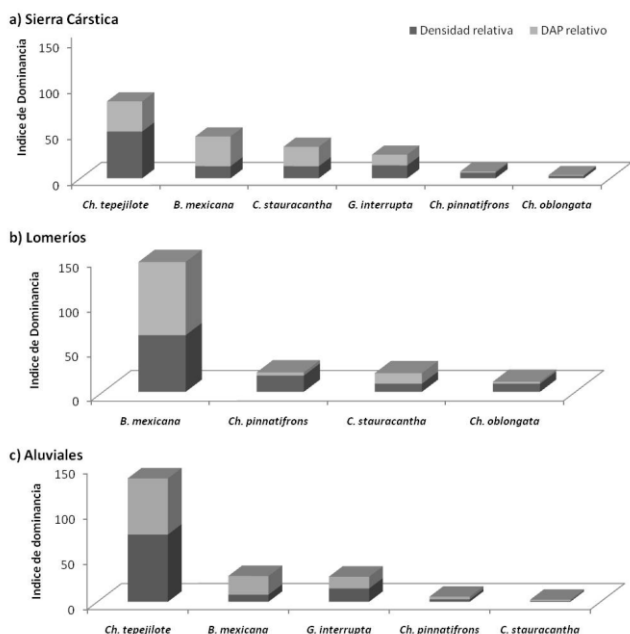


Figura 2. Índice de dominancia (suma de la densidad y diámetro relativos) de las distintas especies de palmas en las unidades geomorfológicas de estudio.

Los suelos encontrados en la sierra cárstica presentan una amplia variación en la profundidad. En la superficie cumbral, con pendientes de 3°, se encuentran suelos someros (27 cm de profundidad), con una alta susceptibilidad a la erosión. Las pendientes muy inclinadas que se presentan en el dorso de ladera y el pie de monte (18°) propician que los sedimentos y la materia orgánica provenientes de la superficie cumbral se transporten por gravedad. Sin embargo, en regiones adyacentes a rocas expuestas, estos materiales se acumulan, generando suelos medianamente profundos (56 cm) y profundos (110 cm), con horizontes orgánicos y minerales superficiales de espesores de 5 y 15 cm, respectivamente.

Los suelos de la sierra cárstica, en general, tienen una estructura subangular en bloques y son de texturas finas (35-70% de arcillas). Se observan procesos de acumulación de arcillas por neoformación e iluviación en los horizontes profundos. Su densidad aparente es de mediana a baja (0.9-1.4 g/cm³). Presentan un espacio poroso mediano (VPT: 42-56.5%). Están moderadamente drenados con una capacidad de aireación de mediana a baja (3-10.5%). La infiltración del agua ocurre con rapidez y se encuentra poca agua interna libre a profundidades medianas disponible para las plantas (CC: 109-181 l/m², dCC: 40-51 l/m²) (Tabla 1). El pH es de ligeramente ácido a neutro (pH 6-7). El contenido de materia orgánica, y en general, la reserva de nutrientes para las plantas como resultado de los procesos de transformación y acumulación de materia orgánica, es intermedia (CIC: 7-11 cmolc/kg; BI: 11-22 molc/m²). Las cantidades de nitrógeno y fósforo total se encuentran oscilando en intervalos bajos e intermedios (N: 0.1-0.4 kg/m²; P: 22-29 g/m²) (Tabla 2).

Características Biofísicas del Suelo

Tabla 1. Propiedades físicas de los suelos en sierra cárstica.

Perfil	Grupo de UGM	H _z	Prof. (cm)	Arcilla (%)	VPT (Vol%)	CA (Vol%)	dCC (L/m ²)	CC (L/m ²)	Kf (Cm/día)
P1	Dorso de ladera	Ah	0-5	45	49.5	10.5	8.8	22.0	10-40
		ABt	5-30	45	49.5	10.5	43.8	110.0	10-40
		Btw	30-56	45	43	4	28.6	101.4	10-40
P2	Piedemonte	Oh	3-0	---	---	---	---	---	---
		Ah	0-15	35	56.5	6.5	27.0	75.0	40-300
		Ah2	15-38	35	56.5	6.5	40.4	109.3	40-300
		Btw	38-56	35	42	4	21.6	68.4	10-40
		Btw2	56-110	70	45.0	3.0	51.8	181.4	10-40
P3	Superficie cumbral	Oh	5-0	---	---	---	---	---	---
		Ah	0-27	30	54.5	8.5	23.7	50.6	40-300

Tabla 2. Propiedades químicas de los suelos en sierra cárstica.

Perfil	Grupo de UGM	H _z	Prof. (cm)	CIC (cmol _c ·kg ⁻¹)	Bases intercambiables (mol _c ·m ⁻²)	Bases intercambiables (x1 o x.5)	Nt (kg·m ⁻²)	Fósforo (g·m ⁻²)
P1	Dorso de ladera	Ah	0-5	12.8	5.6	5.6	0.1	22.0
		ABt	5-30	13.8	44.9	22.4	0.4	40.6
		Btw	30-56	7.8	28.4	14.2	0.1	22.0
P2	Piedemonte	Oh	3-0	11.0	11.9	11.9	0.27	54.0
		Ah	0-15	11.0	16.2	8.1	0.29	29.5
		Ah2	15-38	6.0	9.7	4.9		
		Btw	38-56	10.5	40.8	20.4		
		Btw2	56-110	11.0	11.9	11.9		
P3	Superficie cumbral	Oh	5-0	---	---	---	---	---
		Ah	0-27	15.0	13.2	13.2	0.17	33.0

Los lomeríos presentan suelos medianamente profundos (45-100 cm) con horizontes minerales superficiales Ah de 10 a 27 cm de profundidad. Su estructura consiste en bloques subangulares y su textura es arcillo limosa. Presentan una densidad aparente de baja a mediana (0.9-1.4 g/cm³). Tienen un espacio poroso de mediano a alto, en donde una proporción grande de estos poros son pequeños. En la superficie cumbral el agua y el aire se mueven al interior del suelo con lentitud, provocando procesos de óxido reducción (CC: 70-104 l/m²; dCC: 20-56 l/m²). Por el contrario, en el dorso de ladera, por la menor profundidad (45 cm) que presenta este suelo y su

pedregosidad (10%), se observa una disminución en la retención de agua (CC: 42-76 l/m²; dCC: 17-54 l/m²), por lo que aquí no están presentes características redoximorfos relacionadas al exceso de humedad (Tabla 3). Presentan un pH ligeramente ácido (pH 6). La reserva de nutrientes para las plantas es intermedia (CIC: 9-23 cmolc/kg; BI: 32.3 molc•m²). Las cantidades de nitrógeno y fósforo totales se encuentran en intervalos también intermedios (N: 0.68 kg/m²; P: 99.05 g/m²) (Tabla 4).

Tabla 3. Propiedades físicas de los suelos en lomeríos.

Perfil	Grupo de UGM	H _z	Prof. (cm)	Arcilla (%)	VPT (Vol%)	CA (Vol%)	dCC (L/m ²)	CC (L/m ²)	Kf (Cm/día)
P1	Superficie cumbral	Ah	0-23	15	55.0	10.5	56.9	85.4	40-100
		AB	23-46	35	54.5	8.5	49.0	104.7	40-100
		Btw1	46-62	50	52	4	23.8	76.0	40-300
		Btw2	62-79	70	45.0	3.0	20.2	70.7	10-40
		Btw3	79-100	50	43.0	4.0	22.9	81.1	10-40
P2	Superficie cumbral	Oh	5-0	---	---	---	---	---	---
		Ah	0-27	20	53.5	9.5	55.1	112.9	100-300
P3	Dorso de ladera	Ah	0-10	15	55.0	10.5	26.6	42.3	40-100
		AB	10-20	35	55.5	6.5	17.2	48.0	40-300
		Bw	20- >45	20	41	7	54.0	76.5	10-40

Tabla 4. Propiedades químicas de los suelos en lomeríos.

Perfil	Grupo de UGM	H _z	Prof. (cm)	CIC (cmol _c •kg ⁻¹)	Bases intercambiables (mol _c •m ²)	Bases intercambiables (x1 o x.5)	Nt (kg•m ²)	Fósforo (g•m ²)
P1	Superficie cumbral	Ah	0-23	9.0	14.8	14.8	0.307395	61.5
		AB	23-46	9.8	18.4	9.2	0.375705	37.6
		Btw1	46-62	7.8	9.3	4.6		
		Btw2	62-79	10.5	18.6	9.3		
		Btw3	79-100	7.8	14.8	14.8		
P2	Superficie cumbral	Oh	5-0	---	---		---	---
		Ah	0-27	15.0	27.7	27.7	0.4617	92.3
P3	Dorso de ladera	Ah	0-10	17.0	11.6	11.6	0.17	34.2
		AB	10-20	23.0	15.2	7.6	0.18	17.6
		Bw	20->45	12.0	24.3	12.2		

Las terrazas aluviales están cercanas al margen del río Lacantún, y están dominadas por pendientes menores de 2°. Presentan los suelos más profundos de las tres unidades estudiadas, con profundidades superiores a los 200 cm y con un horizonte mineral superficial Ah de 10 cm. Periódicamente sufren inundaciones, lo que ha dado origen a una acumulación de materiales producto del arrastre y sedimentación del río. Su estructura consiste en bloques subangulares y su textura es, por lo general, arcillo-arenosa con una densidad aparente de mediana a baja (0.9-1.4 g/cm³). Presentan un espacio poroso mediano (VPT: 40-55%). Las arenas presentes aumentan el tamaño de los espacios de los poros entre las partículas, facilitando de esta manera el movimiento del aire y el drenaje del agua, lo que explica que en estos suelos la capacidad de retención de agua sea mediana-alta. El drenaje es, con todo, moderado, por lo que se encuentra agua interna libre a profundidades medianas, con un alto porcentaje de esta agua disponible para las plantas (CC: 41-233 l/m², dCC: 16-153 l/m²) (Tabla 5). La alta capacidad de agua disponible y de retención de agua, así como la baja pedregosidad, favorece el desarrollo de la vegetación. El pH varía de ligeramente ácido a neutro (6-7 pH). El contenido de materia orgánica y, en

general, la reserva de nutrientes para las plantas, es intermedio (CIC: 10- 24 cmolc/kg; BI: 11-26 molc•m²). Las cantidades de nitrógeno y fósforo totales se encuentran en intervalos muy bajos (N: 0.07-0.1 kg/m²; P: 3.6-4.5g/m²) (Tabla 6).

Efecto de las Condiciones Biofísicas sobre la Comunidad de Palmas

En el análisis se incluyeron 14 variables de tipo cuantitativo. Dentro de la ACC inicialmente se realizó una discriminación de las variables mediante una prueba de colinealidad. La variación en el establecimiento de la comunidad de Arecaceae estuvo explicado por las condiciones biofísicas evaluadas en un acumulado de 80.89% (Fig. 3).

Tabla 5. Propiedades físicas de los suelos en terrazas aluviales.

Perfil	Grupo de UGM	H _z	Prof. cm	Arcilla (%)	VPT (Vol%)	CA (Vol%)	dCC (L/m ²)	CC (L/m ²)	Kf (cm/día)
P1	Planicie aluvial	5-0	---	---	---	---	---	---	---
		0-9	35	54.5	8.5	19.2	41.0	40-100	
		9-25	38	42.0	4.0	16.6	52.7	10-40	
		25-53	38	42.0	4.0	33.3	105.3	10-40	
		53-88	38	42.0	4.0	41.6	131.7	10-40	
		88-103	38	43.0	4.0	16.3	57.9	10-40	
		103.153	40	43.0	4.0	54.5	193.1	10-40	
P2	Planicie aluvial	153>200	40	42.0	4.0	55.8	176.8	10-40	
		1-0	---	---	---	---	---	---	
		0-10	15	55.0	10.5	28.0	44.5	40-100	
		10-32	15	55.0	10.5	61.6	97.9	40-100	
		32-89	15	50.0	9.0	153.9	233.7	40-100	
		89-110	30	41.0	3.0	25.2	77.7	40-100	
		100 >149	20	40.0	7.0	73.5	161.7	10-100	

Tabla 6. Propiedades químicas de los suelos en terrazas aluviales.

Perfil	Grupo de UGM	Prof.(cm)	CIC (cmol _c .kg ⁻¹)	Bases intercambiables (mol _c .m ²)	Bases intercambiables (x1 o x.5)	Nt (kg.m ²)	Fósforo (g.m ²)
P1	Planicie aluvial	5-0	---	---	---	---	---
		0-9	20.0	12.8	12.8	0.1	3.6
		9-25	18.0	22.5	11.2		
		25-53	18.0	52.4	26.2		
		53-88	18.0				
		88-103	24.0				
		103.153	24.0				
P2	Planicie aluvial	1-0	---	---	---	---	---
		0-10	17.0	13.6	13.6	0.07500	4.5
		10-32	17.0	28.1	14.0		
		32-89	12.0	51.3	25.7		
		89-110	18.0				
		100 >149	10.0				

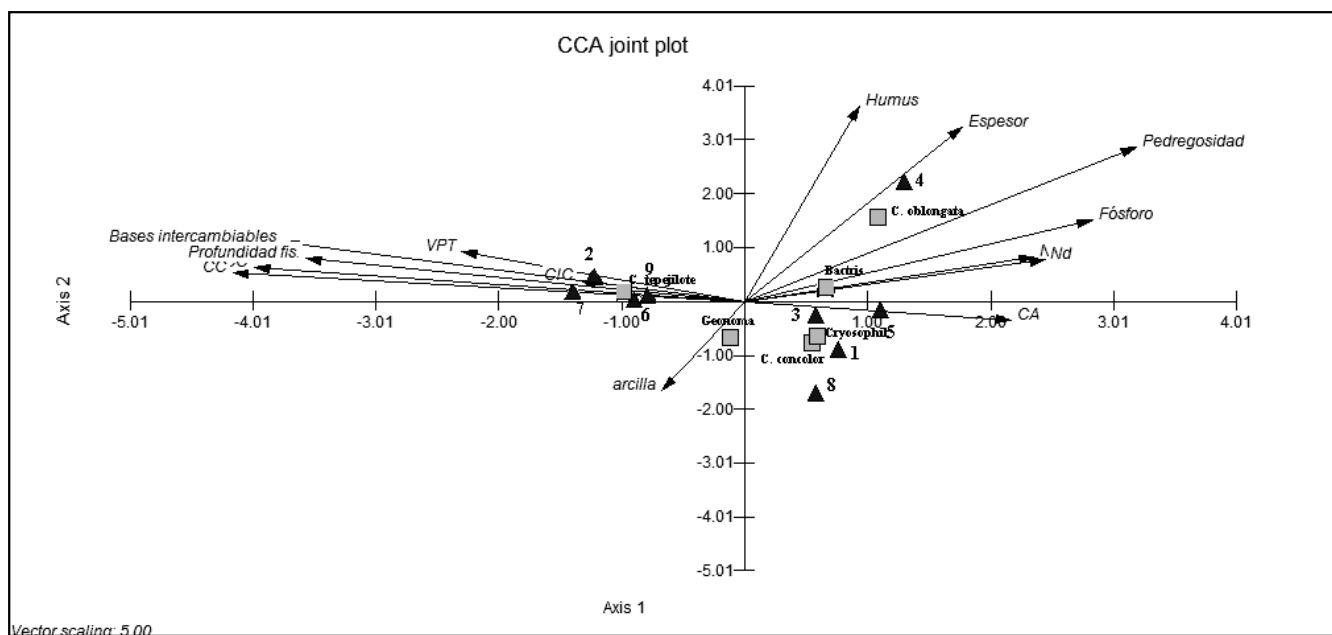


Figura 3. Análisis de correspondencia canónico entre las variables de suelo y las especies de la comunidad de palmas.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados revelan que la mayor parte de la variación en composición y riqueza de especies de palmas está explicada por las características biofísicas. La riqueza y composición de la comunidad de Arecaceae responde al hecho de que cada especie se establece de forma preferencial en sitios con condiciones biofísicas específicas. Esta especificidad influye en la composición de la comunidad y, con ello, en la vegetación en general. Chapin et al. (1990) sugieren que las plantas frecuentemente responden a la limitación de recursos aumentando la eficiencia con la cual el recurso es usado. Esto podría sugerir una forma de comprender las variaciones de diámetros y densidades relativas en cada una de las unidades ambientales en conexión con las condiciones biofísicas como factores limitantes y determinantes.

Los factores evaluados que mejor explican la variación en el establecimiento de las Arecaceas son la pedregosidad, el espesor del horizonte superficial, la cantidad de humus, el volumen total de poros, la capacidad de aireación y la capacidad de retención de agua, i.e., *Bactris* está condicionada por la disponibilidad de nutrimentos (N y materia orgánica) y buena aireación; y *Chamaedorea tepejilote* depende de la profundidad del suelo sobre la cual se pueden desarrollar sus raíces y la disponibilidad de agua en la temporada seca (dCC).

La dinámica de erosión y deposición favorecidos por la pendiente en la sierra cárstica, propician un ambiente muy heterogéneo que genera múltiples microhábitats para el establecimiento de las plantas. En esta unidad, la comunidad de palmas es más rica. El establecimiento de las especies de mayor dominancia corresponde a los sitios en los que el suelo es más profundo (mayor acumulación de suelo) y, por el contrario, las especies más escasas y de menor diámetro corresponden a los sitios que tienen menor soporte físico para las raíces y un mayor contenido de nutrimentos, con un horizonte mineral superficial mayor (Ah: 27 cm). En lomeríos, donde la comunidad de Arecaceae tiene el menor número de especies y la menor densidad de individuos, la especie más representativa es *Bactris mexicana*. En contraste, en la terraza aluvial, donde los suelos son profundos, *Chamaedorea tepejilote* es la especie más importante y es en esta unidad donde se presenta la mayor densidad de individuos por área.

Los suelos de la zona de estudio se han desarrollado bajo condiciones muy similares de temperatura y humedad, bajo intervalos relativamente pequeños de altitud (< 500 m). Sin embargo, la topografía y los cambios en las condiciones de drenaje y lixiviación han tenido una alta influencia en el desarrollo de los mismos, lo que ha conducido a una alta variabilidad en algunas de sus propiedades físicas y químicas. Esta diversidad en sus propiedades incide en la intensidad de sus funciones y la divergencia de sus potenciales, lo que se refleja en el establecimiento de la comunidad de Arecaceae.

Los resultados indican que las variables biofísicas pueden determinar el establecimiento y composición de palmas en sitios donde otros autores suponen que los procesos de establecimiento de especies vegetales pueden ser al azar (González-Gutiérrez 2000). Estos autores no consideraron variables biofísicas, por lo tanto, sugerimos que estas variables deben ser evaluadas para tener un mejor entendimiento de los factores que determinan la composición y estructura de la vegetación en la selva Lacandona.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Guillermo Ibarra-Manríquez, Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez y Dra. Kathryn E. Stoner por su apoyo en la guía y crítica del proyecto, así como en el análisis y procesamiento de datos. A todos los colaboradores del Arca de Noé, Selva Lacandona, especialmente la Mtra. Annette González Di Piero; a nuestros solidarios compañeros de curso y a los que colaboraron directa e indirectamente en la realización de esta investigación, les quedamos sinceramente agradecidos.

LITERATURA CITADA

- CHAPIN, III, SCHULZE, E., y H A MOONEY. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447
- CORTÉS-CASTELÁN, J.C. y G.A. ISLEBE. 2005. Influencia de factores ambientales en la distribución de especies arbóreas en las selvas del sureste de México. *Rev. Biol. Trop.* 53:115-133
- GONZÁLEZ-GUTIÉRREZ, M. 2000. Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas, su relación con la geomorfología. Universidad Nacional Autónoma de México-Iztacala, México.
- INE [Instituto Nacional de Ecología]. 2000. Programa de manejo Reserva de la biosfera Montes azules. México
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. y GARCÍA-ORTH. X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 80: 69-84.
- PALMER, M.W. 1993. Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230
- PETERS C. M., GENTRY A. H. y MENDELSON R. O. 1989. Valuation of an Amazonian rain forest. *Nature.* 339:655-656.
- ROMÁN, F., S. LEVY, H. PERALES, N. RAMÍREZ, D. DOUTERLUNGE y S. LÓPEZ. 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6: 1-8
- RZEDOWSKI, J. y R. MCVAUGH. 1966. Vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Mich. Herb.* 1: 1-123.
- RZEDOWSKI, J. 2006. Vegetación de México. CONABIO, México DF
- SALINAS-MELGOZA, M.A. 2002. Aspectos ecológicos de patrones espaciales de árboles tropicales, caracteres de historia natural y tipo de hábitat en una selva húmeda neotropical (Chajul Chiapas, México). Universidad Michoacán de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México.
- SIEBE, C., M. MARTÍNEZ-RAMOS, G. SEGURA-WARNHOLTZ, J. RODRIGUEZ-VELÁZQUEZ, y S. SÁNCHEZ-BELTRÁN. 1995. Soils and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, Southeast México. En: Sigmarankir, D. Ed. *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd. Conference on forest Soil (ISSS-AISS-IBG)*. Mulawarman University Press. Indonesia. 40-58.
- TEJERO-DÍEZ, J.D., J.C. LEDESMA-CORRAL y A.N. TORRES-DÍAZ. 2008. El palmar de Orbignya guacuyule al sur de Nayarit, México. *Polibotánica* 26: 67-100
- TOLEDO, M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y desarrollo.* 81:17-30

Efecto de la producción de látex y el tipo de hábitat sobre el daño foliar por insectos en cuatro especies de árboles del bosque tropical perennifolio

Itzue W. Caviedes-Solis¹, Juan Guillermo Escamilla¹, Jaime Alejandro Torres-Montufar² y Valeria Towns^{2*}

¹Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.

*Autor para la correspondencia: valeriatowns@gmail.com

Resumen: La herbivoría influye en diversos procesos del desarrollo vegetal, como el crecimiento y la reproducción. Por tanto, entender los factores que afectan la herbivoría es de crucial importancia en ecología y biología de la conservación. Con el fin de examinar la efectividad del látex en la defensa contra herbívoros, en este trabajo se comparó el porcentaje de área foliar removida en cuatro especies de árboles de la selva Lacandona, México, dos con látex (*Brosimum alicastrum* y *Pouteria* sp.) y dos sin látex (*Quararibea funebris* y *Ampelocera hottlei*). Para probar la hipótesis de que las plantas que se desarrollan en ambientes limitantes muestran menor crecimiento y mayor defensa contra los herbívoros, que las plantas que crecen en ambientes con mayor disponibilidad de recursos, se comparó el porcentaje de área foliar removida en dos ambientes con disponibilidad de recursos contrastantes: claros e interior del bosque maduro. El porcentaje de herbivoría fue significativamente menor en las especies que presentaban látex. Sin embargo, no se encontraron diferencias en el área foliar removida en ambos tipos de ambientes. Concluimos que la producción de látex es una estrategia efectiva de defensa contra herbívoros.

Palabras claves: herbivoría, folivoría, látex, claro, sotobosque.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría es una interacción planta-animal que puede impactar el crecimiento (Louda 1984, Nuñez et al. 1996), demografía (Louda & Potvin 1995, Maron & Crone 2006), dinámica de comunidades (Coley 1983a) y, consecuentemente, en la ecología y evolución de las plantas (Dirzo 1998, Coley et al. 1985). Los bosques tropicales presentan una tasa mayor de herbivoría comparados con los bosques templados. En bosques tropicales se han reportado tasas anuales de herbivoría del 11% en especies tolerantes a la sombra y de hasta el 48% en especies pioneras (Coley & Barone 1996). Puesto que la pérdida de área foliar generalmente tiene un impacto negativo para las plantas, este proceso ha sido considerado como una importante fuerza selectiva que determina la gran diversidad de defensas en el reino vegetal (Crawley 1983, Coley & Barone 1996).

La remoción de área foliar, o folivoría, es efectuada principalmente por insectos folívoros, que son considerados los herbívoros más diversos y abundantes en el bosque tropical húmedo (Coley & Barone 1996). Los mamíferos medianos y pequeños también son importantes herbívoros en estos bosques (Dirzo & Miranda 1991). Para evitar la folivoría, se conocen defensas químicas, biológicas y morfológicas, entre las que se incluyen baja calidad nutricional del tejido (proteínas y azúcares), restricciones físicas (espinas, tricomas y látex), restricciones químicas (taninos, terpenos, fenoles y alcaloides), defensas indirectas (arquitectura foliar y sustancias volátiles) y fenología (Karban & Myers 1989, Agrawal & Fishbein 2006).

Una de las defensas más comunes contra el ataque de herbívoros es la producción de látex. El látex es un compuesto secundario insoluble en agua, que puede contener azúcares, alcaloides o aceites esenciales. Algunas familias de angiospermas como Apocynaceae, Caricaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Moraceae y Sapotaceae presentan látex (Farrell et al. 1991). El papel del látex como defensa contra la herbivoría puede ser químico, provocando repulsión por su contenido de alcaloides tóxicos (Dirzo 1984), o mecánico, ya

que por su consistencia viscosa y pegajosa dificulta la apertura del aparato bucal de los insectos (Agrawal & Konno 2009). Diversos estudios han demostrado que la magnitud del daño foliar es menor en las especies que producen látex comparado contra aquellas que no producen látex (Adeney et al. 2000, Agrawal & Van Zandt 2003).

Existen factores externos a la planta que también ejercen una influencia en la magnitud de daño foliar, como el tipo de hábitat, la diversidad y abundancia de herbívoros (Coley & Barone 1996), la conducta alimentaria (generalista o especialista) (Pacala & Crawley 1992), la estacionalidad (Filip et al. 1995) y la composición edáfica (Boege & Dirzo 2004). La teoría de distribución de los recursos, apoyada por estudios interespecíficos, predice que existe una correlación negativa entre la disponibilidad de recursos y la defensa de las plantas ante la herbivoría. Con base en esta teoría, las plantas que se desarrollan en ambientes limitantes muestran menor crecimiento y mayor defensa contra los herbívoros, que las plantas que crecen en ambientes con mayor disponibilidad de recursos (Boege & Dirzo 2004). Además, la probabilidad de ser descubiertas por los depredadores determina, en parte, la inversión de las plantas en mecanismos de defensa. De tal modo, se espera que aquellos organismos con altas probabilidades de ser consumidas, como las hojas maduras, y especies de etapas sucesionales tardías, inviertan más energía en defensas efectivas y, consecuentemente, presenten menor intensidad de herbivoría (Coley 1983a). Basados en lo anterior, el hábitat circundante y la estrategia de las plantas propias de cada hábitat son factores determinantes en la intensidad de herbivoría.

En el bosque tropical húmedo se pueden distinguir dos tipos de estrategias: las plantas tolerantes a la sombra, que se desarrollan en el bosque maduro, y las especies pioneras, demandantes de luz para su desarrollo (Whitmore 1978). Muchos estudios hacen referencia al efecto del tipo de hábitat y la etapa de sucesión en que se desarrolla cada especie sobre la

intensidad de daño foliar (Ernest 1989, Lowman 1995, Poorter et al. 2004, Richards & Coley 2007), i.e., se estudian por separado especies pioneras (Rice 1987, Hulme 1994, Angulo-Sandoval & Aide 2000, Collins 2003, Pearson et al. 2003, Peñaloza & Farji-Brener 2003) y especies tolerantes a la sombra (Newbery & de Foresta 1985, Ernest 1989, Sterck et al. 1992, Dlott & Turkington 2000, Williams-Linera & Herrera 2003, Ballina-Gómez et al. 2008, Dyer et al. 2010). Estos estudios típicamente reportan mayor herbivoría en especies dentro de los claros. Newbery & de Foresta (1985) y Lewinsohn et al. (2005) sugieren que este patrón se debe a que las especies pioneras no invierten recursos en la producción y sostén de las hojas. Por tanto, estas especies son más palatables y soportan mayor densidad de herbívoros. Sin embargo, muy pocos trabajos consideran la intensidad de daño foliar de una misma especie en ambos tipos de ambiente.

El objetivo de este proyecto es evaluar la influencia del látex y la cobertura vegetal (claro y selva madura) en el porcentaje de herbivoría de cuatro especies del bosque tropical húmedo. Esperamos que las especies con látex, por poseer un mecanismo de defensa, presenten menor porcentaje de remoción de área foliar que las especies sin látex. Respecto a la cobertura vegetal, la densidad y diversidad vegetal puede disminuir la cantidad de daño foliar (Coley 1983b, Boege & Dirzo 2004, Richards & Coley 2007). Por tanto, en bosques maduros donde la diversidad y abundancia de especies arbóreas son mayores, existirá menor porcentaje de herbivoría comparado con el porcentaje en claros.

MÉTODOS

Sitio de Estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (Fig. 1), al sur del estado de Chiapas, ubicada en la cuenca Grijalva-Usumacinta, limitada por el río Lacantún a 16° 20' N y 92° 46' O; con una altitud de 200 msnm. En el sitio predomina la selva alta perennifolia con una temperatura promedio anual de 25 a 26.6 °C y una precipitación anual de 3005 mm (Carabias et al. 2010).

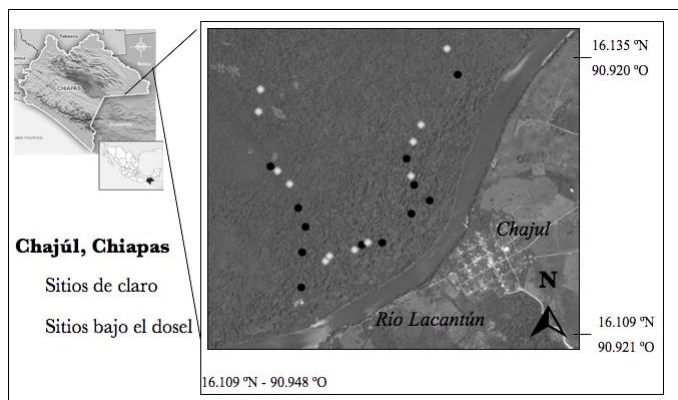


Figura 1. Mapa que muestra los puntos de colecta y los tipos de cobertura: dosel (negro) y claro (blanco).

Especies de Estudio

Para evitar factores de confusión en la toma de datos por efecto de características o defensas asociadas a una familia en concreto, se tomaron muestras de plantas de diferentes familias. Se seleccionaron dos especies con látex (*Brosimum*

alicastrum y *Pouteria* sp.) y dos sin látex (*Quararibea funebris* y *Ampelocera hottlei*). Todas las especies se encontraron presentes en zonas con diferente cobertura vegetal: zonas abiertas (claros) y zonas cerradas de bosque maduro (sitios bajo dosel). Las especies seleccionadas son catalogadas como especies tolerantes a la sombra porque se desarrollan típicamente en zonas de bosque primario y son de crecimiento lento (Pennington & Sarukhán 2005).

Colecta y Análisis de datos

Para comparar los niveles de daño foliar por insectos se seleccionaron 12 sitios de claro y 12 en bosque maduro (Fig. 1), procurando que entre cada uno de ellos existiera una distancia mínima de 100 m para incrementar la independencia entre sitios. La selección de los sitios fue cualitativa: los sitios donde se observara una zona abierta con alta incidencia de luz se catalogó como “claro”, mientras que las zonas con poca luz, producto de la sombra producida por el dosel, se catalogó como “bajo dosel”.

En los 24 sitios se seleccionaron dos individuos de cada especie no mayores a cinco metros de altura, procurando que se ubicaran en el centro del sitio. Se colectaron aleatoriamente 5 hojas por árbol. Las hojas se seleccionaron del tercer nudo en adelante para evitar el sesgo que los primordios foliares y las hojas jóvenes pudieran representar.

De las hojas colectadas se cuantificó el área foliar total y el área foliar removida, mediante cuadrículas de 1 × 1 cm. A partir de estos datos se calculó el porcentaje de herbivoría. Los datos de porcentajes se normalizaron utilizando una transformación de raíz cuadrada del arcoseno de la proporción. Posteriormente se realizó un análisis de ANOVA de dos vías y prueba de Kruskal-Wallis para determinar si había diferencias significativas entre las especies con y sin látex y entre ambos tipos de cobertura vegetal.

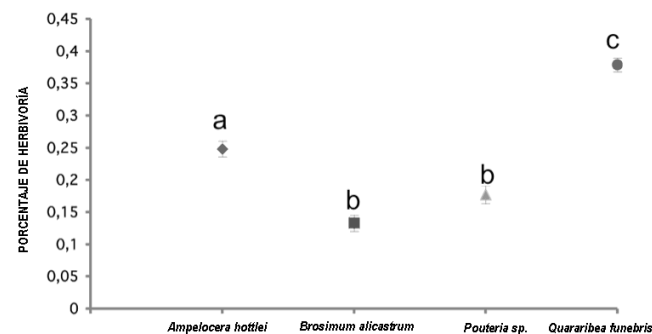


Figura 2. Porcentaje de herbivoría entre especies con látex (*Brosimum* y *Pouteria*) y sin látex (*Ampelocera* y *Quararibea*). No observamos diferencias significativas en el porcentaje de herbivoría entre las dos especies con látex, pero las hojas de *Ampelocera hottlei* fueron menos herbivoreadas que las hojas de *Quararibea funebris*.

RESULTADOS

En total, se contabilizaron 48 individuos de cada especie, 240 hojas por especie y 960 hojas en total. En ambas pruebas estadísticas se probó que las especies con látex presentaron menor porcentaje de herbivoría que las especies sin látex ($p < 0.05$) (Fig. 2). *A. hottlei* presentó el mayor porcentaje de herbivoría, mostrando diferencias significativas incluso al compararla con *Q. funebris*, pero no hubo diferencias

significativas en el porcentaje de área foliar removida entre las dos especies con látex (Fig. 2). El tipo de hábitat (claros y sombra) no afectó el nivel de herbivoría ($p > 0.05$), de modo que las cuatro especies presentaron porcentajes similares de daño foliar independientemente de la cobertura vegetal en la que se encontraron (Fig. 3).

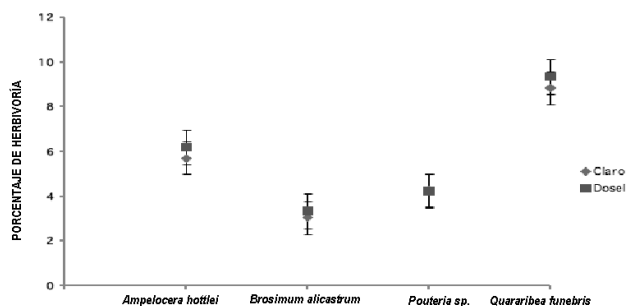


Figura 3. Diferencias en el porcentaje de herbivoría entre 4 especies de árboles en dos tipos diferentes de cobertura vegetal: claro y bajo dosel. No se observan diferencias significativas en el porcentaje de herbivoría entre los sitios de claro y bajo el dosel.

DISCUSIÓN

Consistente con nuestra hipótesis, las especies con látex presentaron un menor porcentaje de área foliar removido. Esto es similar a lo reportado por Adeney et al. (2000) y Agrawal & Van Zandt (2003), quienes demuestran que la magnitud del daño foliar es menor en especies de plantas que producen látex. Así, nuestros resultados refuerzan la teoría de que el látex puede representar una estrategia de defensa efectiva contra los herbívoros (Dirzo & Domínguez 1995, Granados-Sánchez et al. 2008).

Entre las plantas que no producen de látex, *Q. funebris* presentó un alto porcentaje de herbivoría y *A. hottlei* menor porcentaje. Esta diferencia puede deberse a diversos factores como la textura más coriácea de las hojas de *A. hottlei* comparadas con las de *Q. funebris*, lo que podría dificultar el corte y digestión por parte de los folívoros (i.e. defensa mecánica) (Agrawal & Fishbein 2006).

En el presente estudio sólo se analizó la presencia de latex como un factor que tiene influencia en el porcentaje de herbivoría, sin embargo, las estrategias de defensa de una planta no son excluyentes entre sí y, por lo tanto, son necesarios estudios más completos donde se consideren factores como la textura de la hoja, la pubescencia y otras sustancias químicas de defensa. Además, sería importante efectuar estudios acerca de las propiedades químicas del látex para saber este es tóxico o si simplemente reduce la palatabilidad de las hojas.

Los trabajos de herbivoría enfocados a la respuesta defensiva y las diferencias entre especies pioneras y de sotobosque concluyen que las hojas maduras de especies pioneras presentan mayor área defoliada que las de especies tolerantes a la sombra ((Newbery & de Foresta 1985, Rice 1987, Ernest 1989, Sterck et al. 1992, Hulme 1994, Angulo-Sandoval & Aide 2000, Dlott & Turkington 2000, Collins 2003, Pearson et al. 2003, Peñaloza & Farji-Brener 2003, Williams-Linera & Herrera 2003, Ballina-Gómez et al. 2008, Dyer et al. 2010)). Entre los pocos trabajos donde se compara la intensidad de herbivoría en una misma especie entre dos tipos de cobertura, Barone (2000) encontró que no hay diferencias en el porcentaje de daño foliar entre un individuo de dosel (de 15 a 20 m de altura) con alta exposición de luz y

las plántulas, de la misma especie, que se desarrollan en el sotobosque. Nuestros resultados también indican que no hay diferencia en el porcentaje de herbivoría entre plantas de la misma especie que crecen bajo el dosel y en claros. Sin embargo, se deben considerar otros factores que pueden influir en este resultado, como la estación del año y la composición y abundancia de la comunidad de insectos folívoros. Estudios previos reportan menor abundancia de insectos folívoros durante la época seca del año, hecho que repercute directamente en el porcentaje de herbivoría (Aide 1992).

AGRADECIMIENTOS

A Rafael Lombera y Ana María González por las facilidades de estancia en el Arca de Noé. Al Dr. Víctor Arroyo, Dra. Kathryn Stoner y Dr. Guillermo Ibarra, por las sugerencias a este proyecto.

LITERATURA CITADA

- ADENEY, S. V., ROJAS, V., CARRASCO, y SASAL. 2000. El látex como defensa anti-herbívoros en la zona de extracción sustentable de la madreira mil, amazonia brasileña. *New Phytol.*
- AGRAWAL, A. A., y VAN ZANDT P. A. 2003. Ecological play in the coevolutionary theater: Genetic and environmental determinants of attack by a specialist weevil on milkweed. *J. Ecol.* 91:1049-1059.
- AGRAWAL, A.A. y M. FISHBEIN. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87:132-149.
- AGRAWAL, A. A. y K. KONNO. 2009. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:311-31.
- AIDE, T. M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.
- ANGULO-SANDOVAL, P. y T. M. AIDE. 2000. Effect of plant density and Light availability on leaf damage in *Manilkara bidentata*. *J. Trop. Ecol.* 16:447-464.
- BALLINA-GÓMEZ, H. S., S. IRIARTE-VIVAR, R. ORELLANA y L.S. SANTIAGO. 2008. Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie del sotobosque neotropical. *Rev. Biol. Trop.* 56 (4): 2055-2067.
- BARONE, J. A. 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica* 32(2):307-317.
- BOLETI, A.P., C.G.G. KUBO y M.L.R. MACEDO. 2009. Effect of pouterin, a protein from *Pouteria torta* (Sapotaceae) seeds, on the development of *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Int. J. Trop. Insect Sci.* 29(1): 24-30
- BOEGE, K. y R. DIRZO. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecol.* 175:59-69
- BOWERS M. D. y N. E. STAMP. 1993. Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 74:1778-1791.
- BROWN, V. K., J. H. LAWTON y P. J. GRUBB. 1991. Herbivory and the evolution of leaf size and shape. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 333(1267):265-272.
- CAHILL, J. F., J. P. CASTELLI y B.B. CASPER. 2001. The herbivory uncertainty principle: visiting plants can alter herbivory. *Ecology* 82(2):307-312.
- CARABIAS J., PROVENCIO E., DE LA MAZA ELVIRA J., GUTIÉRREZ-CARBONELL D., GÓMEZ CRUZ M y LÓPEZ-PORTILLO A. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. INE. México
- COLEY, P. D. 1983a. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53:209-233.
- COLEY, P. D. 1983b. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64(3):426-433.
- COLEY, P.D. BRYANT, J.P. y CHAPIN, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 (4728): 895-899
- COLEY, P. D. y J. A. BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:305-335 .
- COLLINS, B. 2003. Ground layer competition and herbivory effects on cherrybark oak (*Quercus pagoda*) regeneration in experimental canopy gaps. *J. Torrey Bot. Soc.* 130(3):147-157.
- DIRZO, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. En: *Physiological ecology of the wet tropics.*

- E. Medina, H. A. Mooney & C. Vázquez-Yañez (eds.). W. Junk La Haya. pp. 209-224.
- DIRZO, R. & C. MIRANDA. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest: A case study of the possible contemporary defaunation. En: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Price et. al. Jhon Wiley.
- DIRZO, R. y C.A. DOMÍNGUEZ. 1995. Plant-herbivore interactions. En: Mesoamerican tropical dry forest. S. H. Bullock, A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press. pp- 305-325.
- DLOTT, F. y R. TURKINGTON. 2000. Regulation of boreal forest understory vegetation: the roles of resources and herbivores. *Plant Ecol.* 151: 239–251.
- DYER, L. A., D. K. LETOURNEAU, G. V. CHAVARRIA GV y D. S. AMORETTI. 2010. Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. *Ecology* 91(12):3707-18.
- ERNEST, K. A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21(3):194-199.
- FARRELL, B. D., D. E. DUSSOURD y C. MITTER. 1991. Escalation of plant defense: do latex and resin canals spur plant diversification? *Am. Nat.* 138(4): 881-900.
- FILIP V., R. DIRZO, J. M. MAASS y J. SARUKHÁN. 1995. Within and among year variation in the levels of herbivory foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27(1):78-86.
- GRANADOS-SÁNCHEZ, D., P. RUÍZ PUGA y H. BARRERA ESCORCIA. 2008. Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente.* 14(1):51-64
- HULME, P. E. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impacts of vertebrate and invertebrate herbivores. *J. Ecol.* 82:873-880.
- KARBAN, R. y J. H. MYERS. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20:331-348.
- KARBAN R. y A. A. AGRAWAL. 2002. Herbivore Offense. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33:641-664.
- LEWINSOHN, T. M., V. NOVOTNY y Y. BASSET. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 36:597-620.
- LOUDA, S. M. 1984. Herbivore effect on stature, fruiting, and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology* 65:1379-1386.
- LOUDA, S. M., & M. A. POTVIN. 1995. Effect of inflorescence feeding insects on the demography and lifetime fit-ness of a native plant. *Ecology* 76:229-245.
- LOWMAN, M. D. 1995. Herbivory as a canopy process in rain forest trees. En: *Forest Canopies*, M. D. Lowman y N. M. Nadkarni (eds.) Academic Press, San Diego, pp. 431-455.
- MARON, J. L. & E. CRONE. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings: Biological Sciences* 273(1601): 2575-2584.
- NEWBERY, D. MCC. & H. DE FORESTA. 1985. Herbivory and defense in pioneer, gap and understory trees of tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica* 17(3):238-244.
- NUÑEZ-FARFÁN, J., R. A. CABRALES-VARGAS y R. DIRZO. 1996. Mating system consequences on resistance to herbivory and life history traits in *Datura stramonium*. *Am. J. Bot.* 83(8):1041-1049.
- PACALA, S. W. y M. J. CRAWLEY. 1992. Herbivores and plant diversity. *Am. Nat.* 140(2): 243-260.
- PEARSON, T. R. H., D. BURSLEM, R. E. GOERIZ y J. W. DALLING. 2003. Interactions of gap size and herbivory on establishment, growth and survival of three species of neotropical pioneer trees. *J. Ecol.* 91:785-796.
- PENNINGTON, T.D. y J. SARUKHÁN. 2005. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México.
- PEÑALOZA, C. y A. G. FRAJI-BRENER. 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *J. Trop. Ecol.* 19:603-605.
- POORTER, L., M. M. VAN DE PLASSCHE, S. WILLEMS y R. G. A. BOOT. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biol.* 6(6): 746-754.
- RICE, K. J. 1987. Interaction of disturbance patch size and herbivory in *Erodium* colonization. *Ecology* 68(4):1113-1115.
- RICHARDS, L. A. y P. D. COLEY. 2007. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116:31-40.
- SIEMANN, E. y W. E. ROGERS. 2003. Herbivory, disease, recruitment limitation and success of alien and native tree species. *Ecology* 84(6):1489-1505.
- STERCK, F., P. VAN DER MEER y F. BONGERS. 1992. Herbivory in two rain forest canopies in French Guyana. *Biotropica* 24(1):97-99.
- VAN ZANDT, P. A. 2007. Plant defense, growth and habitat: a comparative assessment of constitutive and induced resistance. *Ecology* 88(8):1984-1993.
- WHITMORE, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: *Tropical trees as living systems*. P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press. pp. 639-655.
- WILLIAMS-LINERA, G. y F. HERRERA. 2003. Folivory, herbivores, and environment in the understory of a tropical montane cloud forest. *Biotropica* 35(1):67-73.

Diversidad de orquídeas epífitas en relación con las características del forofito dentro de la selva Lacandona, Chiapas

Adriana Garmendia, Alejandro Hernández-Ruedas* y Miriam San-José

Laboratorio de Ecología de Paisajes Fragmentados. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.

*Autor para la correspondencia: alex_sabrewulf@hotmail.com

Resumen: Las epífitas son un componente importante de la diversidad vegetal en bosques tropicales húmedos, sin embargo, en general se conoce relativamente poco acerca de la especificidad de la asociación entre epífitas y sus árboles hospederos (forofitos). En este trabajo se evaluó la relación entre las características del forofito (tipo de corteza, área potencial de establecimiento y la cobertura de la copa) y la riqueza y abundancia de orquídeas en la Reserva de la Biósfera Montes Azules. Se registraron 22 especies de orquídeas pertenecientes a 12 géneros en 176 forofitos. El tipo de corteza fue la única variable que afectó significativamente la abundancia de orquídea epífitas. Concluimos que el establecimiento y supervivencia de orquídeas epífitas depende principalmente del tipo de corteza del árbol hospedero, quizás por la capacidad que tienen algunos tipos de corteza de retener las semillas, agua y nutrientes necesarios para la colonización y establecimiento de las orquídeas.

Palabras claves: bosque tropical perennifolio, diversidad, epífitas, forofito, Orchideacea.

INTRODUCCIÓN

Las epífitas usan a los árboles hospederos (forofitos) como una estructura de soporte. Son componentes muy importantes de los bosques tropicales ya que contribuyen directamente a su biodiversidad, con aproximadamente el 10% de las plantas vasculares. También proveen recursos para la fauna dependiente del dosel, y desempeñan papeles importantes en los procesos ecosistémicos como el reciclaje de agua y nutrientes (Hietz et al. 2006). Por tanto, conocer las características de los forofitos que favorecen el establecimiento de epífitas en bosques tropicales es de gran relevancia en ecología y biología de la conservación (Winkler et al. 2005).

Los estudios ecológicos con plantas epífitas se han enfocado en analizar los factores que determinan procesos ecológicos como el establecimiento y reclutamiento de plántulas (Werner & Gradstein 2008), la distribución espacial (Zotz 2007), demografía (Zotz & Schmidt 2006, Winkler et al. 2007), estrategias de polinización (Damon & Valle-Mora 2008) y estructura genética de la población (Trapnell et al. 2004). Sin embargo, se conoce relativamente poco acerca de la especificidad de la asociación entre epífitas y sus árboles hospederos (forofitos). Esta asociación es de particular interés porque las epífitas están confinadas a una distribución en parches y discontinua de sustrato adecuado.

La familia Orchidaceae constituye uno de los grupos de plantas epífitas más diversos, con alrededor de 25,000 especies conocidas a nivel mundial (Salazar 2009), de las cuales se estima que el 70% son epífitas (Gravendeel et al. 2004, Trapnell & Hamrick 2006). Esta familia alcanza su pico de diversidad de especies en los bosques tropicales, especialmente en el Neotropico (Gentry & Dodson 1987).

Las orquídeas epífitas son un componente importante de la flora dentro de los bosques tropicales de la selva Lacandona (Soto 2001). Sin embargo, ningún trabajo ha evaluado el efecto de las características del forofito sobre la presencia, riqueza y abundancia de las orquídeas epífitas de esta región. El objetivo de este trabajo es conocer cómo las características del forofito (i.e., tipo de corteza, área potencial de establecimiento y la

cobertura de la copa) afectan la riqueza y abundancia de orquídeas epífitas dentro de la selva Lacandona, Chiapas.

Dentro de los factores que influyen en la presencia y especialización de la alta diversidad de orquídeas epífitas se encuentra la cantidad de área potencial de establecimiento (i.e., área basal) de los forofitos (Trapnell et al. 2004, Porembski 2008, Winkler et al. 2009) ya que determina la cantidad de área disponible para la presencia y abundancia de orquídeas (O'Malley 2009). Por lo tanto, forofitos con mayor área potencial de establecimiento presentarán mayor abundancia y riqueza de orquídeas epífitas (Zotz et al. 1999, Wolf & Flamenco 2003). O'Malley (2009) encuentra que otro factor determinante para la abundancia y riqueza de orquídeas epífitas es el tipo de corteza del forofito (i.e., rugosa y fisurada). Las cortezas fisuradas favorecen la retención de humedad y semillas, por lo que los forofitos que poseen este tipo de corteza, a diferencia de los de corteza de tipo lisa, favorecerán la abundancia y riqueza específica de orquídeas epífitas en la zona de estudio. Finalmente, la luz es otro factor importante para las orquídeas epífitas. Martin et al. (1985) muestran que dependiendo de la cantidad de luz a la que están expuestas las epífitas, éstas pueden experimentar diferentes situaciones (e.g., alta intensidad de luz puede causar daños al fotosistema y condiciones de sombra intensa pueden limitar la cantidad de luz aprovechable). Sillett (1999) encuentra que copas de árboles muy abiertas permiten la penetración de altas cantidades de luz que perjudican el establecimiento y supervivencia de las epífitas. Por lo que las copas de forofitos que permitan la penetración de mayor cantidad de luz poseerán menor riqueza y abundancia de orquídea epífitas.

MÉTODOS

Sitio de Estudio

El estudio fue llevado a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA), en las inmediaciones del

sitio conocido como “sabana” (16°05-16°65’N; 90°42’-91°22’O). El clima en esta región es cálido y húmedo, con una precipitación media anual superior a 2500 mm, y una temperatura media anual de 22 °C sin descender de los 18 °C (Castillo-Campos & Narave 2000).

La vegetación más característica de la REBIMA corresponde a la descrita por Rzedowski (1978) como bosque tropical perennifolio. El estrato superior alcanza por lo general más de 30 m, y con frecuencia se presentan individuos de más de 45 m de alto, siendo los contrafuertes muy comunes en algunas especies arbóreas. Entre las especies arbóreas dominantes en el bosque tropical perennifolio de esta región se encuentran *Terminalia amazonia*, *Manilkara zapota*, *Guatteria anomala*, *Dialium guianense*, *Ceiba pentandra*, entre otras (Pennington & Sarukhán 1998).

Colecta y Análisis de datos

El sitio de estudio fue muestreado estableciendo un transecto de 120 m de longitud en cada uno de los cuatro senderos que se distribuyen dentro del sendero “La Sabana”, en la Estación Biológica Chajul. Cada 10 m se seleccionaron dos árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm, uno con corteza lisa y otro con corteza fisurada. Se midió el DAP de cada árbol con una cinta métrica o con un vernier, y se estimó la apertura del dosel debajo de cada árbol utilizando un densiómetro. En cada árbol se estimó el número de especies e individuos de orquídeas adultas entre los 0 y 3 m de altura del tronco principal y sobre la base de las primeras ramas. Esto con la finalidad de asegurar la correcta identificación taxonómica de las orquídeas. La identificación de las especies de orquídeas epífitas se realizó en campo, y cuando no se logró su identificación en campo se tomó registro fotográfico de la especie para su posterior identificación.

A partir de los valores de DAP se obtuvo el área basal (AB) para cada árbol sustituyendo los datos dentro de la siguiente fórmula del área de una circunferencia: $AB = \pi r^2$, donde r es el radio (DAP/2) del tronco a la altura del pecho. Para conocer la similitud en la composición de especies de orquídeas entre árboles con corteza lisa y árboles con corteza rugosa se utilizó el índice de Sørensen, usando la fórmula: $Is = 2c/(a+b)$, donde c es el número de especies presentes en ambos tipos de cortezas, a es el número de especies en cortezas lisas y b es el número de especies en cortezas rugosas.

Para evaluar el efecto de los factores continuos (i.e. área basal y apertura de dosel) y categórico (tipo de corteza) sobre la riqueza y abundancia de orquídeas se realizaron análisis de covarianza con modelos lineales generalizados. Como se sugiere para variables de tipo conteo (e.g. riqueza y abundancia) se fijó un error tipo Poisson.

RESULTADOS

En un total de 176 forofitos se registraron 22 especies de orquídeas pertenecientes a 12 géneros, 15 en cortezas lisas y 22 en fisuradas (N = 736; Tabla 1). Ambos tipos de corteza compartieron el 81% de las especies de orquídeas (ISS = 0.81). La riqueza de especies no se vio afectada por ninguna de las variables (i.e., área basal, apertura de dosel y corteza; $P > 0.1$ en todos los casos). Sin embargo, la abundancia de orquídeas se vio afectada significativamente por el tipo de corteza ($\chi^2 = 4.07$; g.l. = 1; $P = 0.04$), siendo la abundancia mayor en

cortezas fisuradas (N = 564 orquídeas) que en cortezas lisas (N = 172). Ni el área basal ni la apertura de dosel tuvieron efectos significativos sobre la abundancia de orquídeas ($P > 0.05$), aunque el número de orquídeas tendió a aumentar con el área basal (Fig. 1), y en cortezas fisuradas la abundancia de orquídeas tendió a aumentar con la apertura de dosel mientras que en cortezas lisas se observó un patrón inverso (Fig. 2).

Tabla 1. Abundancia de orquídeas encontradas en forofitos con dos tipos de cortezas (i.e. lisa y fisurada) en el sendero “La Sabana”, Estación Biológica de Chajul, Reserva de la Biósfera Montes Azules, Chiapas, México.

Especie de orquídea	Tipo de corteza	
	Lisa	Fisurada
<i>Encyclia bractescens</i> (Lindl.) Hoehne	6	42
<i>Epidendrum cardiophorum</i> Schltr.	3	2
<i>Epidendrum</i> sp. 1	13	45
<i>Epidendrum</i> sp. 2	2	2
<i>Jacquinella</i> sp.	6	6
<i>Lepanthes</i> sp.		4
<i>Maxillaria hedwigae</i> Hamer & Dodson	8	10
<i>Maxillaria variabilis</i> Bateman ex Lindl.		24
<i>Notylia barkeri</i> Lindl.		1
<i>Ornithocephalus</i> sp.		1
<i>Pleurothallis</i> sp. 1	17	98
<i>Pleurothallis</i> sp. 2	43	113
<i>Pleurothallis</i> sp. 3	5	48
<i>Pleurothallis</i> sp. 4	9	40
<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W.E.Higgins	14	2
<i>Prosthechea</i> sp.	18	68
<i>Scaphyglottis</i> sp. 1	22	19
<i>Scaphyglottis</i> sp. 2	4	32
<i>Trigonidium egertonianum</i> Batem ex Lindl.		3
<i>Vanilla planifolia</i> Jacks.	2	1
Especie 1		2
Especie 2		1

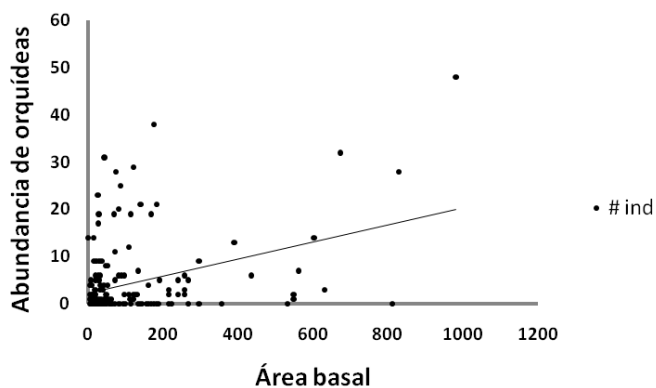


Figura 1. Relación entre la abundancia de orquídeas y el área basal de los forofitos en “La Sabana”, Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que la riqueza de especies de orquídeas no está relacionada con el tipo de corteza, el área basal o la cobertura de la copa del forofito. Otros estudios han demostrado que ciertas condiciones microclimáticas y del

forofito (e.g. condiciones de luz, humedad, sustrato, altura, tamaño, posición e inclinación de las ramas) pueden afectar la riqueza de orquídeas dentro del árbol hospedero (Hietz 1997, Zotz et al. 1999, Wolf & Flamenco 2003, Zotz & Schmidt 2006, Winkler et al. 2007). Sin embargo, el efecto de estos factores no fue medido en este estudio, ya que la mayoría de los forofitos poseían un área basal muy similar y, dentro de los forofitos, sólo se analizó la parte baja del tronco principal del árbol, donde las condiciones microclimáticas pueden ser más parecidas.

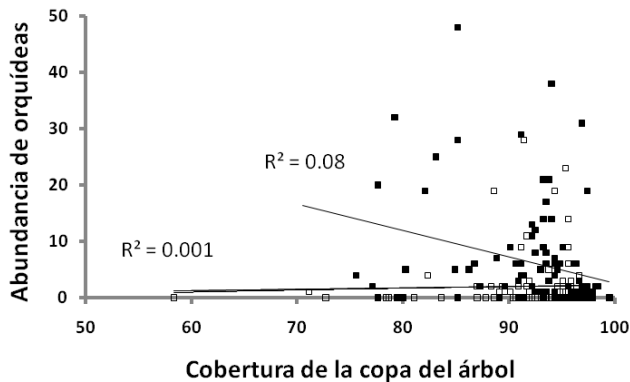


Figura 2. Tendencias en la abundancia de orquídeas en árboles con cortezas lisas y fisuradas según la cobertura del dosel en “La Sabana”, Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.

En relación a la abundancia de orquídeas, encontramos una tendencia a que la abundancia fuese mayor en forofitos con mayor área basal (i.e., área potencial de establecimiento). Esto concuerda con lo reportado por Hietz (1997), quien demuestra que árboles con mayor área basal tienden a hospedar un mayor número de individuos, ya sea porque presentan una mayor superficie potencial de establecimiento o, debido a la mayor edad de los árboles y, por lo tanto, mayor tiempo en el que pueden ser colonizados (Hietz & Hietz-Seifert 1995, O'Malley 2009). No se encontraron diferencias significativas en “La Sabana” entre la abundancia y el área basal debido a que el tipo de vegetación en este sitio presenta pocos árboles con gran área basal, por lo que su efecto en las pruebas estadísticas es mínimo.

El factor que tuvo un mayor efecto sobre la abundancia de orquídeas fue el tipo de corteza. Las cortezas lisas presentaron un menor número de individuos que las cortezas fisuradas. Esta relación ha sido documentada en la literatura (Hietz 1995, Sillet 1999, O'Malley 2009), ya que en superficies fisuradas se crean condiciones microclimáticas favorables para el establecimiento y crecimiento de epífitas en general (e.g. mayor retención de semillas, humedad y nutrientes).

Cabe destacar que todas las especies encontradas en los forofitos de corteza lisa fueron encontradas en los forofitos con cortezas fisuradas, pero no a la inversa. Esto puede significar cierta selección de algunas especies de orquídeas hacia las condiciones microclimáticas de los forofitos con cortezas fisuradas. Se ha demostrado que las orquídeas presentan diferencias en la habilidad de dispersión de propágulos, en los requerimientos de germinación, en las características ecofisiológicas de los juveniles y en las interacciones con animales y con otras epífitas (orquídeas, bromelias y briófitas), las cuales tienen un efecto importante en la sobrevivencia de estas plantas (Zotz & Vollrath 2002). La presencia de hongos micorrízicos y musgos es indispensable para el establecimiento y germinación de las orquídeas, ya que esta interacción es un

evento infectivo en el cual las hifas del hongo son incorporadas dentro de los tejidos de la orquídea para establecer flujo de agua y nutrientes necesarios para la germinación y/o desarrollo temprano de protocormos (Benzing 1995). Sin embargo, cuando esta relación no se realiza con el hongo adecuado, la interacción no es tan eficiente (Dearnaley 2007) y la sobrevivencia de la planta se ve comprometida. Esto sucede cuando las condiciones microambientales de humedad, resultado de la apertura de dosel y el tipo de corteza, propician la proliferación de cierto número de micobiontes que potencialmente no sean tan eficientes para la germinación y el posterior establecimiento de las poblaciones de orquídeas. Por lo tanto, concluimos que la diferencia en la abundancia de orquídeas entre tipos de corteza puede estar más relacionada con asociaciones micorrízicas e interacciones entre orquídeas, líquenes y musgos; sin embargo, es necesario realizar estudios que comprueben esta hipótesis.

Estudios posteriores sobre la interacción forofito-orquídea en la región deben analizar factores como son la capacidad de retención de agua por la corteza, la estabilidad de la corteza, presencia de compuestos lechosos y/o latex en el forofito, la orientación de las orquídeas dentro del forofito y la posible asociación entre las orquídeas y otras epífitas (e.g., líquenes, musgos y bromelias). Estos análisis permitirán identificar con mayor precisión cuales son los principales factores que favorecen el establecimiento y persistencia de orquídeas epífitas.

AGRADECIMIENTOS

A los coordinadores del curso (Dr. Víctor Arroyo, Dra. Kathryn Stoner y Dr. Guillermo Ibarra) y los encargados de la estación de biología ‘el Arca de Noé’ (R. Lombera y A. M. González) por todo su apoyo durante la realización de esta investigación. Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por financiar este curso.

LITERATURA CITADA

- BENZING, D. H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana*. 16: 159-168.
- CALLAWAY, R. M., K. O. REINHART, G. M. MOORE, D. J. MOORE, y S. C. PENNING. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*. 13: 221-230.
- CASTILLO-CAMPOS, G., y H. NARAVE. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. En: VÁSQUEZ-SÁNCHEZ, M. Y M. RAMOS (eds.). Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. *Pub. Esp. Ecosfera* 1: 51-85.
- DAMON, A., y J. VALLE-MORA. 2008. Retrospective spatial analysis of the pollination of two miniature epiphytic orchids with different pollination strategies in a coffee plantation in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Biol. J. Linn. Soc.* 158: 448-459.
- DEARNALEY, J. 2007. Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza*. 17: 475-486.
- GARCÍA, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México. P. 246.
- GENTRY, A. H., y C. H. DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Garden* 74: 205-233.
- GRAVENDEEL, B., A. SMITHSON, F. J. W. SLIK, y A. SCHUITEMAN. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Phil. Trans. R. Soc. B*. 359: 1523-1535.
- HIEZ, P., y U. HIEZ-SEIFERT. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *J. Veg. Sci.* 6: 719-728.
- HIEZ, P. 1997. Population dynamics of epiphytic in a mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85: 767-775.

- HIETZ, P., G. BUCHBERGER, y M. WINKLER. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica*. 12: 105-112.
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeog. Suecia* 59: 1-159.
- MARTIN, C. E., K. W. MCLEOD, C. A. EADES, y A. F. PITZER. 1985. Morphological and physiological responses to irradiance in the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides*, L. (Bromeliaceae). *Bot. Gaz.* 146: 489-494.
- O'MALLEY, K. 2009. Patterns of abundance and diversity in epiphytic orchids on *Parashorea malaanonan* trees in Danunm Valley, Sabah. *TPSS*. 2: 38-58.
- PENNINGTON, T., y J. SARUKHÁN. 1998. Árboles tropicales de México, manual para la identificación de las principales especies. 2da ed. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. P. 521.
- POREMBSKI, S. 2008. Epiphytic orchids on arborescent Velloziaceae and Cyperaceae: Extremes on phorophytes specialization. *Nord. J. Bot.* 23: 505-512.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México
- SALAZAR, G. A. 2009. Orquídeas. Diversidad biológica e inventarios. Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM. Pp. 153-159.
- SILLETT, S. C. 1999. Tree crown structure and vascular epiphyte distribution in *Sequoia sempervirens* rain forest canopies. *Selbyana*. 20: 76-97.
- SOTO, M. A. 2001. Diversidad de orquídeas en la región El Momón-Margaritas-Montebello. Herbario AMO, Instituto Chinoín, A.C. P. 84.
- TRAPNELL, D. W., J. L. HAMRICK, y J. D. NASON. 2004. Three-dimensional fine-scale genetic structure of the neotropical epiphytic orchid *Laelia rubescens*. *Mol. Ecol.* 13: 1111-1118.
- TRAPNELL, D. W., y J. L. HAMRICK. 2006. Variety of phorophyte species colonized by the Neotropical epiphyte, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *Selbyana*. 27: 60-64.
- TREJO, I., y R. DIRZO. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodivers. Conserv.* 11: 2063-2048.
- WERNER, F., y R. GRADSTEIN. 2008. Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodivers. Conserv.* 17: 3195-3207.
- WINKLER, M., K. HULBER, y P. HIETZ. 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Ann. Bot.* 95: 1039-1047.
- WINKLER, M., K. HULBER, y P. HIETZ. 2007. Population dynamics of epiphytic bromeliads: Life strategies and the role of host branches. *Basic. Appl. Ecol.* 8: 183-196.
- WINKLER, M., K. HULBER, y P. HIETZ. 2009. Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Ann. Bot.* 104: 995-1004.
- WOLF, J. H. D., y A. FLAMENCO. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *J. Biogeogr.* 30: 1689-1707.
- ZOTZ, G., P. BERMEJO, y H. DIETZ. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado. *J. Biogeogr.* 26: 761-776.
- ZOTZ, G., y B. VOLLRATH. 2002. Substrate preferences of epiphytic bromeliads: an experimental approach. *Acta Oecol.* 23: 99-102.
- ZOTZ, G., y G. SCHMIDT. 2006. Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biol. Conserv.* 129: 82-90.
- ZOTZ, G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *J. Veg. Sci.* 18: 123-130.



El contenido de cada artículo es responsabilidad de los autores, ya que no siempre refleja la opinión de todos los profesores y estudiantes del curso. El contenido de esta revista puede reproducirse siempre que se citen la fuente y el autor.

Foto de la portada: paisaje fragmentado en la región de Marqués de Comillas, Chiapas (Víctor Arroyo-Rodríguez).

Esta publicación ha sido editada por el Editor de la Revista:

Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez (arroyo@cieco.unam.mx). Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM campus Morelia, Michoacán, México

©Laboratorio de Ecología de Paisajes Fragmentados, CIEco, UNAM

<http://www.oikos.unam.mx/paisajes/>